



Ueberreicht vom Verfasser.

Separatabdruck

aus der

Wiener klinischen Wochenschrift

Organ der k. k. Gesellschaft der Aerzte in Wien.

Jahrgang 1901. Nr. 11, 12 und 13.

Ueber primitive Sehorgane.

Von

Dr. Theodor Beer,

Privatdocent für vergleichende Physiologie an der Universität Wien.

Nach einem am 22. Mai 1900 im Wiener physiologischen Club gehaltenen Vortrage.



WIEN UND LEIPZIG.

WILHELM BRAUMÜLLER

K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER

1901.

BITTE.

Der Gefertigte, mit einem umfassenden Werke über

„Vergleichende Anatomie und Physiologie der Sehorgane“

beschäftigt, bittet, ihm gefälligst Separat-Abdrücke von Arbeiten — eventuell im Austausch — zu senden, die irgendwie, sei es anatomisch, embryologisch, zoologisch, pathologisch oder literarisch, die Sehorgane der Thiere, das Auge des Menschen oder überhaupt Lichtreactionen betreffen oder auch nur vereinzelte Angaben über solche Themen enthalten.

Dr. Theodor Beer,
Privatdocent für vergleichende Physiologie an der Universität,
WIEN,
XVIII., Anastasius Grüngasse 62.

Ueber primitive Sehorgane.

Von Dr. Theodor Beer, Privatdocent für vergleichende Physiologie an der Universität Wien.

Nach einem am 22. Mai 1900 im Wiener physiologischen Club gehaltenen Vortrage.

„Wir könnten uns niedere Thiere denken, bei denen ein Nerv für Aetherwellen empfindlich wäre, ohne dass sich an diese Empfindlichkeit die Vorstellung von Farbe, von Hell und Dunkel, geschweige denn von Gestalten anknüpfte. Und vielleicht gibt es in der That solche Thiere.“ (Schleiden. 1861.)

» . . . Doch wissen wir durchaus noch nicht, ob alle pigmentirten sogenannten Augenpunkte der niederen Thierformen wirklich zur Lichtempfindung dienen. Andererseits müssen wir aus der Empfindlichkeit, welche niedere Thiere ohne Augenpunkte für das Licht zeigen, schliessen, dass auch lichtempfindende Nerven in durchsichtigen Thieren ohne Pigment vorkommen, die nur der Beobachter in keiner Weise als solche erkennen kann.« (Helmholtz. 1896.)

Einleitung.

Der Mensch war von jeher — oft zum Schaden der Wissenschaft — das Mass aller Dinge. Menschliches Empfinden und Begehren wurde sogar in der Physik leblosen Körpern zugeschrieben. Man sprach von einem »*Horror vacui*« und bis auf Galilei »suchten« die fallenden Körper »ihren Ort«. Für die Biologie dauerte dieses animistische Stadium des Anthropomorphisirens und Psychologisirens, das besonders der Entwicklung einer naturwissenschaftlichen vergleichenden Nervenphysiologie hinderlich war, bis zum Ende des XIX. Jahrhunderts. Erst jetzt kommt man zur Besinnung, dass Psychologie auf Thiere, gar auf solche an denen kein associatives Gedächtniss nachweisbar ist, ausgedehnt, keinen naturwissenschaftlichen Werth hat. [1])

Wenn man sagt, diese oder jene Handlung rühre von der Seele her, welche die Herrschaft über den Körper

[1]) »Wo der Nachweis von associativem Gedächtniss nicht zu führen ist, ist die Annahme von Bewusstsein wissenschaftlich unberechtigt und eine reine Gefühlsangelegenheit.« (Damit ist nicht behauptet, dass überall, wo associatives Gedächtniss, auch Bewusstsein vorhanden ist.)

»Ein anthropomorph denkender Beobachter braucht nur die Analyse der äusseren Reizursachen zu unterlassen, um überall menschenähnliche Intelligenz bei seinen Thieren zu entdecken; genau so wie der Wilde, der die physikalische Analyse unterlässt, in der Sonne und dem Feuer Götter, d. h. menschenähnliche Wesen, entdeckt.« (Loeb. 1899.)

habe, so weiss man nicht, was man sagt und thut nichts Anderes, als mit schönen Worten eingestehen, dass man die wahre Ursache jener Handlung nicht kennt und sich darüber nicht wundert. Dies lehrte schon Spinoza; es braucht aber danach mehr als zwei Jahrhunderte, bis selbst die Naturforscher anfangen, die »*Seele*« als Erklärungsprincip thierischer Bewegungen aufzugeben.

Auf dem Gebiete, von dem hier speciell die Rede sein soll, wurde mit der Annahme von Licht- und Farben-Empfindungen und Allem, was sich daraus aufbauen könnte, bei niederen Thieren der hemmendste Missbrauch getrieben; statt zu beobachten, was sie thun, wurde darüber speculirt, was sie empfinden; ihr »Sehen« wurde in der Regel weitaus und ganz willkürlich überschätzt.[2]) Dieser Art der Betrachtung entsprach auf anatomischem Gebiete die theils naive, theils — für *l'homme médiocre* so charakteristische — übertreibende Sucht, auch an ganz andersartigen Gebilden niederer Tiere die Bestandtheile des besser gekannten facettirten Auges oder noch öfter die des Wirbelthier-, ja des Säuger- oder Menschenauges bis ins Detail wiederzufinden.[3]) Eine Menge von fleissigen zoologischen Beschreibungen unzähliger Thiere, wie sie in dem letzten Jahrhunderte in einer früher unerhörten Fülle geliefert wurden, sind dadurch in Bezug auf die Sehorgane zum grossen Theile werthlos.

An Stelle unbefangen notirter Thatsachen, die man später leicht hätte übersichtlich gruppiren können, liegt ein Wust unbrauchbarer Deutungen vor, in deren Prokrustes-Bett die schablonig notirten Befunde oft so gewaltsam hineingereckt wurden, dass ein minder gelehrter, diese Dinge naiv betrachtender Beobachter manchmal fast an Fälschungen denken möchte, während es sich doch gewiss nur um Wahn handelte.

Dann kam zu einer Zeit, da noch möglichst unbefangene, mehr scheidende als vergleichende Beschreibungen und viele planmässige Experimente Noth gethan hätten, mit der Blüte des übertriebenen und einseitigen Darwinismus die arg irreführende Sucht auf, Analogien und Homologien, Urtypen, aufsteigende geschlossene Reihen und phantastisch ergänzte

[2]) Umgekehrt, wie bei den Propheten von den Götzen, hiess es hier oft: Sie sehen und haben keine Augen . . . So sagt Treviranus von »Thieren und Thierpflanzen«: »*Sie können sehen, hören, riechen und schmecken, ohne Augen, Ohren, eine Nase und Lunge zu besitzen*« (Biologie. VI, 1822), und noch zu Ende des XIX. Jahrhunderts wird von einem »*Lichtsinn augenloser Thiere*« gesprochen.

[3]) Quatrefages wollte an den Augen der Pilgermuschel (*Pecten*) sogar die Wimpern des Ober- und Unterlides wiederfinden, in denen wir nichts anderes als die Tentakel des oberen und unteren Mantelrandes erblicken.

Stammbäume in voreilig kühnen Constructionen zu entwerfen; so entstanden Spielereien, die ernst genommen zu werden beanspruchten, Luftschlösser, denen noch die Fundamente fehlten. Da sollte bald das Amphioxus-Auge dem Parietal-Auge der Reptilien, bald dieses den Punktaugen der Insecten entsprechen, das Wirbelthierauge bald vom Salpen-, bald vom Mollusken-Auge, bald von dem der Würmer herstammen u. s. w. Im Eifer solcher leichter, fast naturphilosophischer Speculationen, in deren bald ausgefahrenen Geleisen sich ganze Züge von zu viel vergleichenden, zu wenig physikalisch-chemisch gebildeten Zoologen bewegten, wurde oft die individualisirende Forschung mit Hilfe neuer verbesserter Methoden, die sich bescheidende und doch so viel werthvollere Beschreibung des Thatsächlichen vernachlässigt. Ein Fernerstehender konnte in jenem wilden unwissenschaftlichen Wirrwarr von phylogenetisirenden Phantastereien sich selbst mit eifrigem Bemühen oft kaum zurecht finden. Es schwirbelte Einem der Kopf vor Sinnes-, Stütz-, Seh- und Retinazellen, vor Hornhäuten, Tapeten, Chorioideen, Augenblasen, optischen Ganglien, vor Stäbchen, Kolben, Secretprismen, Phäosphären, Glas- und Krystallkörpern und Linsen — Termini, die von den Autoren oft für die heterogensten Theile in gleicher Weise gebraucht wurden, so dass, wer mit den klaren eindeutigen Begriffen der menschlichen Anatomie oder Augenheilkunde an diese Literatur herantrat, sie sich erst förmlich aus seiner Sprache weg übersetzen musste, um einen Einblick zu gewinnen.

Die Nothwendigkeit objectivirender Betrachtung.

„. . . . Aus einer Kritik überkommener Begriffe erwachsen neue Begriffe, welche die gegebenen Sachverhalte feiner gliedern, ökonomischer ordnen und ihre Elemente in neue fruchtbare Beziehungen bringen, worauf allein aller principielle Fortschritt der Wissenschaften basirt.“ (Hauptmann. 1894.)

Wie etwa ein Kind, das aus der Vogelwelt zuerst einen Raben kennen gelernt hat, dann eine Zeit lang Alles, was Federn und zwei Beine hat, ob es jetzt eine Krähe, eine Ente oder ein Storch ist, und vielleicht sogar ein Känguruh »Rab« nennt, so wurde in der Kindheitperiode dieses Wissenszweiges jedes Paar dunkler Punkte, das sich am Vordertheile eines Thieres fand, als »Augen« bezeichnet, mochten sie auch noch so wenig mit dem, was wir bei uns als Auge bezeichnen, gemein haben. Waren aber einmal »Augen« da, so wollte man auch deren Bestandtheile bis ins Detail wiederfinden, so konnte man auch von einem »Sehen« reden u. s. w.

Die Wissenschaft ist reif, diesen Standpunkt, der freilich noch lange der der Laien sein wird, zu verlassen. So wenig

vernünftig es wäre, die Vorderextremitäten eines Vogels als »Arme« zu bezeichnen statt als Flügel, oder vom »Laufen« eines Wurmes zu sprechen statt vom Kriechen, so wenig Sinn hat es, noch immer von den »*Augen*« der Blutegel oder von der »*Farbenempfindung*« des Amphioxus zu reden; der Ausdruck »Auge« ist nur am Platze, wo die optischen und retinalen Einrichtungen zur Entwerfung und Reception eines Bildes der Aussenwelt gegeben sind.

Wer sich für diese Dinge interessirt, möge — von älteren Schriften abgesehen — etwa Nagel's »Lichtsinn augenloser Thiere«[4]) zur Hand nehmen; er wird sich überzeugen, dass hier präcisere Begriffe und Worte erwünscht sind.

Dieser Autor, dem wir die Auffindung einer Menge neuer Thatsachen auf dem Gebiete der Belichtungs- und Beschattungs-Reactionen niederer Thiere und ausserdem den ersten Versuch einer zusammenfassenden Darstellung dieses Gebietes verdanken, hat, an den alten Ausdrücken haftend, wiewohl ihm ihre Unzulänglichkeit hemmend fühlbar wird, gleich vielen Vorgängern nicht geringe Schwierigkeiten in der Feststellung dessen und der Verständigung darüber, was man noch und was nicht mehr als »*Sehen*«[5]), als »*Augen*«, als »*Lichtsinn*«, was als »*Lichtempfindung*« und was als »*Lichtempfindlichkeit*« u. s. w. bezeichnen soll.

Alle Auffassungen und Ausdrücke — von denen nicht nur die ältere und die populäre Literatur wimmelt — wie:

---

[4]) Eine biologische Studie. Jena 1896.

[5]) Es wäre eine amusante Aufgabe, die verschiedenen Definitionen des »Sehens« einmal zusammen zu stellen. Verständiger als manche Zoologen, urtheilte das Deutsche Reichsgericht (6. März 1895, citirt nach Nagel): »*Der Verlust des Sehvermögens ist anzunehmen, wenn das Auge zwar noch für Lichteindrücke empfänglich, das Unterscheidungsvermögen oder die Fähigkeit, äussere Gegenstände wahrzunehmen, jedoch erloschen ist.*«

Eine sehr sonderbare Definition hat Rawitz in seinem sonst vielfach verdienstvollen Werke: »Ueber den Mantelrand der Acephalen« (Jena 1888) gegeben; es heisst dort in einer Discussion, ob den Muscheln »Lichtempfindung« oder »Lichtempfindlichkeit« zukomme: »*Wenn man ins Weite stiert, d. h. seine Accommodation auf die Unendlichkeit eingestellt hat, dann werden auf der Netzhaut alle im Bereich der Sehachsen liegenden Objecte abgebildet, wir ‚sehen' aber noch nicht. Erst wenn die Aufmerksamkeit auf einen Punkt gerichtet wird, die Accommodation also in Thätigkeit tritt, kommt zum blossen Wahrnehmen die Abstraction hinzu, und erst dann können wir sprechen: Wir sehen.*« Darnach müssten also die Staaroperirten blind sein!

Ebendort heisst es — in typisch anthropomorphisirender Weise — vom Heliotropismus, dass er »*nur als Ausdruck der Empfindungen von Warm und Kalt und damit auch als der Ausdruck individuell verschiedener Lust- und Unlustgefühle zu gelten hat, keineswegs aber auf optische Eindrücke zurückzuführen ist*«. Wenn man auf solche Weise die heliotropischen, täglichen, biologisch so bedeutungvollen Tiefenwanderungen der Myriaden pelagischer Thiere erklären wollte, so könnte dies fast an den Schüler erinnern, der das Quecksilber im Thermometer über einer Flamme aus dem Grunde steigen lässt, »*weil es ihm unten zu heiss wird*«.

die Thiere »*empfinden*«[6]) das Licht, »*unterscheiden*« Hell und Dunkel, »*fliegen aus Neugier zum Licht*«, haben »*Lust- und Unlustfarben*«, »*erschrecken*« vor einem Schatten etc., sollten bei der Analyse der thierischen Reactionen — zumal sehr tiefstehender Organismen — vermieden werden.

Sie haben für deren Kenntniss weniger Werth, als etwa in einer Physiologie des Geschlechtstriebes die Märchen von Adam, Eva, Schlange, Baum und Sündenfalle.

Die Schwäche jener Art der Naturbetrachtung zeigt sich oft schon in schablonigen Zusätzen, wie »bekanntlich«, »offenbar«, »unzweifelhaft« etc., die immer zu Misstrauen Anlass geben, oder in gedankenlosen Uebertreibungen, wie »empfinden aufs Schärfste«, »unterscheiden die geringsten Helligkeitsschwankungen« etc., wofür man immer möglichst messende, controlirbare Angaben anstreben sollte. Hingegen wird die blosse Bemühung, sich objectivirend auszudrücken, oft schon ein Problem klarer stellen und sich heuristisch werthvoll erweisen.

Im Folgenden werde ich im Anschlusse an eine von Bethe, Uexküll und mir entworfene neue Terminologie für die gesammte vergleichende Nervenphysiologie[7]) die Anfänge einer neuen objectivirenden Nomenclatur für die Anatomie und Physiologie der Sehorgane einführen, deren

---

[6]) Daraufhin, dass bei einem Thiere in Folge von Belichtungsänderungen Bewegungen stattfinden, zu urtheilen, dass hier Lichtempfindung vorliegt, kann genau so irrig sein, als bei einem total rindenblinden Menschen Lichtempfindung anzunehmen, weil an seiner Iris auf Lichtreize Bewegungen erfolgen.

[7]) Beer, Bethe und Uexküll, Vorschläge zu einer objectivirenden Nomenclatur in der Physiologie des Nervensystems. *Centralblatt für Physiologie.* 1899, Bd. XIII, Nr. 6, und: *Biologisches Centralblatt.* 1899, pag 517.

Diese Nomenclatur soll — wie auch die hier gegebene — durchaus nicht als etwas dogmatisch Fixes gelten, sondern fortwährend dem Fortschritte der Wissenschaft entsprechend vermehrt, eventuell verändert, so viel als möglich auch formell verbessert werden.

Dass Nagel nach seinem Referate (Zoologisches Centralblatt) über unsere Nomenclatur zu schliessen, ihr nicht sympathisch gegenübersteht, ist sonderbar, da er selbst dem Bedürfniss nach einer derartigen formalen Erleichterung der Aussprache mehrmals Ausdruck gegeben hat. Er sagt z. B. (1894): »*Soll man nun . . . von Sinnesthätigkeiten sprechen oder soll man diese Bezeichnung für die höheren Thiere reserviren? In letzterem Falle müsste ein neuer Name und ein neuer Begriff für die Reactionen niederer Thiere geschaffen werden, was immer misslich ist und geradezu zur Unmöglichkeit wird dadurch, dass höhere und niedere Thiere . . . lückenlos in einander übergehen.*«

Wir haben den Muth gehabt, die Consequenzen zu ziehen und die Unmöglichkeit war überwunden.

Vgl. auch: H. E. Ziegler, Theoretisches zur Thierpsychologie etc. Biologisches Centralblatt. 1900, Bd. XX, pag. 1—16, und: J. v. Uexküll, Ueber die Stellung der vergleichenden Physiologie zur Hypothese der Thierseele. Biologisches Centralblatt. 1900, Bd. XX, pag. 497—502.

Zweckmässigkeit an mannigfachen Erleichterungen des Verständnisses und der Verständigung sich sofort erweisen wird. [8])

Neue Nomenclatur.

»Wenn der Mensch zur Aushilfe Achnliches ausser ihm mit von sich entlehntem Aehnlichen bezeichnet, um nur überhaupt der Vortheile der vergleichenden Naturbetrachtung nicht verlustig zu gehen, sollte er sich doch nicht in dem Grade den Sprachmängeln auf Gnade und Ungnade unterwerfen, dass Bild und Sache bis zur Unterschiedslosigkeit sich vermengen.« (Kapp, Philosophie der Technik. 1877.)

» . . . Erfahrung hat mich zu der Ueberzeugung geführt, dass bei consequentem Vermeiden des anthropomorphen und Festhalten des functionalistischen beschreibenden Standpunktes der Anschluss der vergleichenden Physiologie an die menschliche Physiologie sich von selbst ergibt und dass dabei die Unsicherheit der Begriffe wegfällt, die bei anderem Verfahren unvermeidlich ist.« (Loeb. 1897.)

Sehorgane oder Photo-Receptoren oder Photoren nenne ich alle distinguirbaren, ein- oder vielzelligen

---

[8]) In einer Polemik gegen unsere objectivirende Nomenclatur und deren Erweiterung durch Ziegler hat Wasmann (Biologisches Centralblatt. 1900, Bd. XX, 342—350) gesagt: »Weshalb man . . . neue griechische und lateinische Termini einführen will, auch für Begriffe, die schon längst eine gute deutsche Bezeichnung haben, ist mir nicht recht klar. . . . . Ein derartiges Bestreben ist kein Zeichen des Fortschrittes, sondern eher des Niederganges einer Wissenschaft. So ging es z. B. in der mittelalterlichen Scholastik, deren letzter Ausläufer, der Nominalismus, unter einer Masse neuer lateinischer Kunstausdrücke seine Gedankenarmuth verbarg . . .«

Wer hochentwickeltes Sprachgefühl hat, wer eine virtuose Technik der Wortführung an sich und Anderen geniessen kann, wird auch an Synonymis oft geringe Verschiedenheiten der Begriffe herausfinden und für die Möglichkeit, feiner zu nuanciren oder ein neues Wort in früher unmöglichen Wendungen oder Combinationen zu gebrauchen, nur dankbar sein. Wer aber in der angeführten Weise urtheilt — und es scheint, dass noch Viele so urtheilen — zeigt, dass er gar nicht verstanden hat, oder am Ende nicht verstehen wollte, dass es sich uns hier um die Entscheidung zwischen zwei Forschungsprincipien, dem naturwissenschaftlichen und dem naturphilosophischen handelte, dass es uns wirklich auf Prägung neuer Begriffe ankam, nicht auf Uebersetzung alter Worte.

Wenn unsere Pupille oder gar die eines ausgeschnittenen Haifischauges sich auf Belichtung verengt, so sagen wir nicht: »Die Iris oder das Auge ist erschrocken«, sondern analysiren diese Erscheinung, ohne der Iris oder dem Auge überhaupt Lichtempfindung zuzuschreiben. Wenn ein Röhrenwurm auf Beschattung den Kiemenfächer einzieht, oder ein Regenwurmstück auf Belichtung sich contrahirt, so können wir diese Erscheinung als Zeichen von »Photoreception« analysiren; was der Wurm dabei »*empfinden*« mag — man kann darüber glauben, was man will — ob er »das Licht sieht« und sich etwa »freut« oder »erschrickt«, geht uns als Naturforscher nichts an und es fördert uns wissenschaftlich in keiner Weise, willkürliche Behauptungen darüber aufzustellen.

Schon 1875 sagte Exner: »*Es ist nicht möglich, im Gebiete der modernen Sinnes- und Gehirnphysiologie mit einer Nomenclatur und einem System zu arbeiten, die einer im Grunde gänzlich verschiedenen Wissenschaft entnommen sind. Wir müssen uns derartige Widersprüche so lange gefallen lassen, bis wir uns ein eigenes System geschaffen haben.*«

Gebilde, welche geeignet sind, Lichtreize in Nervenerregung umzusetzen; ihr Functioniren Photorecipiren. Ihr wesentliches Element ist die benervte lichtrecipirende Zelle; Hilfsapparate, seien es nun Pigmentschirme oder collectiv wirkende Medien u. s. w. können sich dazugesellen.

Photirorgane nenne ich solche Photoren, welche geeignet sind, blos quantitative Verschiedenheiten der Belichtung (oder Beschattung, wie selbstverständlich stets zu ergänzen ist) zu signalisiren — eventuell also ausser Aenderungen der allgemeinen Belichtung auch Bewegungen (belichtender oder beschattender Objecte) und Bewegungsrichtungen — wie etwa unser Auge bei geschlossenen Lidern (Motoperception, Motophotiren etc.). Die recipirenden (nicht percipirenden!) Elemente nenne ich Photirzellen, ihr Functioniren Photiren[9]), den Spielraum ihrer Function

---

Für den Umsatz von Lichtreiz in Nervenerregung brauchen wir ein neues Wort; »*sehen*« würde zu viel sagen. »Photorecipiren«, »Photiren«, »Ocell« bedeuten eben etwas Anderes als »Lichtempfinden«, »Sehen«, »Auge« u. s. w. Jene Worte decken eben neue Begriffe.

Wenn manche Menschen diese nicht fassen können oder wollen, sondern trotz aller an sie verschwendeten Aufklärung immer noch glauben, dass »Photorecipiren« »eigentlich doch« dasselbe sei, wie »Lichtempfinden«, ein Ocell eigentlich doch ein Auge, so sollten sie diese ihre Armuth nicht den Forschern und ihrem Publicum imputiren, für die das Bedürfniss neuer Begriffe besteht.

Wer das Verdienst der nervenphysiologischen Arbeiten kennt, die sich an die Namen von Loeb, Bethe, Uexküll knüpfen, wird wohl nur lächeln, wenn da das Streben nach objectivirender Nomenclatur als ein »Symptom des Niederganges« gedeutet wird. Die vergleichende Nervenphysiologie kommt überhaupt erst empor; niedrig stand sie, so lange man theologisch willkürlich mit »*Empfindung, Instinct, Wille, Erinnerung, Bewusstsein, Seele etc.*« auch bei den niedrigsten Thieren operirte (etwa wie in Andersen'schen Märchen — in solchen mit aller Berechtigung — von den Empfindungen des Zinnsoldaten und der Stopfnadel die Rede ist) und über solchen »Erklärungen« die Aufdeckung der sichere Vorhersagen erlaubenden Functionalzusammenhänge vernachlässigte oder ganz vergass.

Kein Geringerer als Baco von Verulam hat den Missbrauch des Wortes »*Sinn*« schon klar gerügt. Er sagt: » . . *Differentiam inter perceptionem semplicem et sensum nullo modo nosse videntur, nec quatenus fieri possit perceptio absque sensu. Neque haec verborum tantum controversia est, sed de re magni prorsus momenti.*«

[9]) Nagel (Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Cölenteraten (Pflüger's Archiv. 1894, Bd. LVII) hat versucht, die Ausdrücke »Lichtsinn« und »photoskioptischer Sinn« einzuführen; sie haben sich aber nicht eingebürgert.

Ich halte es für zweckmässig, das zu viel besagende Wort »Sinn« zu vermeiden.

Später (Lichtsinn augenloser Thiere. 1896) sagt Nagel sehr richtig: »Das Sehen des Menschen ist etwas Anderes, als das Sehen des Blutegels; in seine Definition gehören Merkmale, die bei jenem nicht zutreffen.« Er fügt aber hinzu: »*Das hindert nicht, beide Arten von Sinnesthätigkeit mit dem gleichen Namen zu benennen*« . . . Ich fühlte mich bei der Darstellung solcher Themen durch die alte, enge, laienhafte Wortarmuth auf Schritt und

Photirfeld, ihre Bestandtheile Photirzellkolben, Photirfibrillen etc.[10])

Tritt behindert; die Zukunft wird lehren, ob meine neue Nomenclatur auch Anderen zweckmässig erscheint.

[10]) Termini für das noch unvollkommen bekannte Verhalten der Thiere bei Einwirkung von Lichtreizen verschiedener Wellenlängen können in dem Masse, als das Bedürfniss hiezu auftritt, leicht angeschlossen werden.

Die etwaigen Farben empfindungen niederer Thiere zu discutiren, von denen in der Literatur, zumal in Bezug auf die Arthropoden, so viel geredet wird, fördert uns nicht. Man kann daran denken, für einen Schimpansen Farbengleichungen herzustellen, aber wie man je herauskriegen will, ob ein Regenwurm oder eine Biene etwas, was uns blau erscheint, auch »blau« oder wie sonst »empfindet«, ist nicht einzusehen. Viele exacte Versuche von Plateau u. A. haben überdies in letzter Zeit erwiesen, dass die Blumenfarben bei der Attraction der befruchtenden Insecten nicht die wesentliche Rolle spielen, die man ihnen früher »im Haushalt der Natur« etwas voreilig zuschrieb; bei den Erklärungen der »Anpassung« — die kühnsten Hypothesen werden hier in Bezug auf »Lock-, Auziehungs-. Lieblings-, Schutz-, Trutz-, Warn-, Schreck-, Ekelfarben, Mimicry« u. s. w. gesponnen — sollte man viel vorsichtiger zu Werke gehen, oft bedenken, dass Farben, die für uns existiren, deshalb durchaus noch nicht für die Thiere existiren müssen, bei denen Farbenblindheit, wiewohl sie von den Zoologen fast ignorirt wird, viel häufiger sein mag, als man für gewöhnlich annimmt, Helligkeitsunterschiede allein vielleicht oft in Betracht kommen; zumal bei Nachtthieren, bei denen »*Farbensinn*« wenig Sinn hätte, da ja bei Nacht selbst für uns »alle Katzen grau sind«.

Es wurde auf diesem Gebiete viel zu viel speculirt; so z. B. sollten lebhafte Farben bei Insecten oft eine Warnbedeutung haben. Judd hat aber kürzlich 15.000 Vogelmagen untersucht und gefunden, dass Insecten »mit lebhaften Warnfarben« durchaus nicht verschont werden. (American Naturalist. 1899, XXXIII, 461—484.)

Seltsam ist, dass man sogar den Tiefseethieren ohne Discussion ein Farbensehen zugesprochen — und weiter ganze Hypothesen zur Erklärung ihrer (nur für uns vielleicht vorhandenen) Färbung vermittelst Zuchtwahl, Anpassung u. s. w. aufgebaut — hat, wiewohl hier schon aus physikalischen Gründen Farbenreception noch weniger wahrscheinlich ist. Ich fand in der betreffenden Literatur nirgends die Erwägung, dass in einiger Tiefe schon fast alle Strahlen mit Ausnahme der blaugrünen ausgelöscht sind — man denke an das Phänomen der blauen Grotten — und dass also in der Wassertiefe (und zwar schon in geringer) so wenig verschiedene Wellenlängen in Betracht kommen, wie etwa in einem monochromatisch roth belichteten photographischen Dunkelzimmer, wo ja auch der Farbentüchtige zum Farbenblinden wird. (Man könnte natürlich zur Rettung des Farbensinnes annehmen, dass die Wasserthiere innerhalb eines Wellenlängenumfanges, der uns z. B. als blaugrün erscheint, beliebig viele Farben wahrnehmen könnten — wie manche Menschen Tonhöhen differenziren, die für andere identisch sind — aber das hiesse eben werthlose, hohle Hypothesen thürmen.)

Es spricht im Gegentheil Manches dafür, dass selbst viele höhere Thiere — wie sie oft kein ausgesprochenes Formensehen, so auch — kein Farbensehen haben (was schon Schultze aus dem allerdings nicht zureichenden Grunde des Zapfenmangels für Igel, Maulwurf, Fledermaus, Haifisch u. a. annahm).

Eine sinnreiche Methode, beim Menschen aus dem Pupillenspiel — also objectiv und daher in gewissem Sinne auch für Prüfung von Thieren

Idir-Organe, respective Augen, nenne ich solche Photoren, welche ausserdem noch geeignet sind, Bilder der Aussenwelt von mehr oder minder grosser Vollkommenheit zu entwerfen; je nach dem Princip ihres Baues sind (zusammengesetzte, facettirte) Complex- und (einfache) Camera-Augen zu unterscheiden. Ihre Function nenne ich Idiren, eventuell Sehen, die Gesammtheit der photorecipirenden Elemente Retina, den Einzeltheil der convexen Complex-Augen Omma, die einfachen Augen (»Stemmata, Punktaugen, Ocellen«) der Insecten Simpel-Augen.

Es liegt in der Natur der Sache, dass hier Uebergänge vorkommen. Es wird ja oft schwer sein, zu sagen, wann ein blosser Photirzell- oder Ommen-Complex zu einem (concaven oder convexen) Complex-Auge wird. (Hatschek [Lehrbuch der Zoologie] gebührt das Verdienst, den bisher meist ignorirten Typus der concaven Complex-Ocellen respective Augen aufgestellt zu haben, der sich vielleicht bei Coelenteraten, Würmern, Mollusken, Arthropoden findet; praktisch wird er wohl selten mehr leisten als Photirfunction). Ein sehr flaches oder ommenarmes Complex-Auge wird auch nicht mehr als Photirfunction leisten, unter Umständen darin sogar weniger — z. B. in Bezug auf Photirfeldausdehnung — als ein Complex von günstig angeordneten Pigmentbecher-Ocellen. Auch sehr primitive Camera-Augen (z. B. bei vielen Würmern [Polychäten] und Mollusken, auch die Simpel-Augen der Insecten) werden oft kein nennenswerthes Idiren, sondern nur Photiren, eventuell mit feinerer Motoreception [11]) gestatten u. s. w. Man muss hier überhaupt

verwendbar — Farbenblindheit zu diagnosticiren, hat zuerst M. Sachs (Pflüger's Archiv, Bd. LII, und: Gräfe's Archiv, Bd. XXXIX) angegeben. Er demonstrirte mir schon im Winter 1894 in Versuchen, deren Resultate bisher nicht publicirt sind, an der Katzenpupille die »Ueberempfindlichkeit« dieses Nachtthieres für Blau und die »Unterempfindlichkeit« für Roth, während das Pupillenspiel des Hundes sich analog dem des trichromatischen Menschen verhielt. Kürzlich hat Abelsdorff mit dieser Methode Kaninchen, Meerschweinchen, Tauben und Eulen untersucht (Archiv für Physiologie. 1900. Verhandlungen der Physiologischen Gesellschaft Berlin, Nr. 8, 9, 10). Er meint: Eine Uebereinstimmung mit dem normalen menschlichen Auge beweist zwar noch keine Uebereinstimmung des Farbensystems, dagegen ist eine Abweichuug schwerlich mit einem Farbenempfinden vereinbar, das mit dem des menschlichen farbentüchtigen Auges identisch ist.

Bei der Taube hatten grüne und blaue Lichter geringere pupillomotorische Wirkung als gleich helles Roth, bei der Eule grössere; diese verhielt sich in Bezug auf die Pupillenreaction ähnlich wie ein total farbenblinder Mensch.

[11]) Ein Signal davon, dass sich etwas bewegt, ist fast für die ganz Thierwelt von grosser biologischer Bedeutung und oft ausreichend. Richtung der Bewegung, Form, Farbe der Objecte etc. zu erkennen, wird erst auf hohen Stufen — zumal den Vögeln — Bedürfniss. So finden wir sogar bei den Säugern ein viel entwickelteres Bewegung- und Veränderungsehen, als Formensehen; dieses wie auch Accommodation in hoher Entfaltung hier vielleicht erst bei den Affen. An Accommodationsbreite stehen die meisten Säuger gegen viele Fische sogar zurück.

bedenken, dass bei vielen niederen Thieren der Wirkungskreis selbst von Photoren, die anatomisch als Augen bezeichnet werden können, oft nicht so weit reicht, wie der der Tastorgane . . . (Auch wir strecken bei geschlossenen Lidern sogleich die Hände vor.)

Dies Alles beeinträchtigt aber den praktischen Werth der skizzirten Nomenclatur nicht. Unser eigenes Auge wird, sobald wir die Lider schliessen oder bei einer dichten diffusen Hornhauttrübung oder beim grauen Staar zu einem Photirorgan, das allerdings, so lange die Retina intact ist, die Leistungsfähigkeit vieler thierischer Photirorgane noch weit übertreffen wird. Um solchen noch ähnlicher zu werden, müsste vielleicht oft auch die Farbenperception vernichtet, das Gesichtsfeld eingeschränkt werden u. s. w.

Optische Nerven[12]) (N. optici) nenne ich die aus Photoren hervorgehenden Nerven, welche ihre vom Lichtreiz hervorgerufene Erregung dem Nervensystem zuleiten.

Das Vorurtheil, dass Thiere, wenn sie »Augen« hätten. auch sehen« müssten — z. B. nicht nur Phototropien, Belichtung- oder Beschattungreflexe etc. aufweisen, sondern geradezu ihre Feinde oder Beutethiere mit dem Gesichtsinn »erkennen« müssten — war früher sehr verbreitet. So meint Schweigger (1820) von den Blutegeln: »*Diejenigen, welche lebende Thiere verschlingen, bewegen häufig den Mund an diesen vorbei, wenn sie sich ruhig verhalten, verschlingen sie aber sogleich, wenn sie durch Bewegung ihre Gegenwart fühlbar machen . . . Dies deutet darauf hin, dass sie nur Gefühl, kein Gesicht besitzen.*«

Solche gewöhnlich von der jeweiligen Kenntniss des menschlichen Sehens aus deducirte Anschauungen waren lange Zeit die officiellen. Wir wissen jetzt, dass selbst bei vielen höher organisirten Photoren doch nur Photirfunction, im Wesentlichen Motoreception, und zwar oft nur eine recht grobe nachweisbar ist; für den Frosch existiren als optische Angriffsobjecte, fast nur solche, die sich bewegen — und er selbst wird wieder von den meisten Schlangen nur geschnappt, wenn er sich bewegt. Zur Veranschaulichung der Function mancher primitiver Photoren denke man etwa an unser Sehen bei diffuser Medientrübung und gleichzeitigem Gesichtfeldverlust bis auf ein kleines peripheres Gebiet.

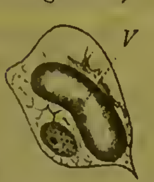
[12]) Es ist geradezu beklemmend, mit anzusehen, welche Schwierigkeiten ein um die Kenntniss der Egelphotoren so hochverdienter Forscher wie Apathy hat, Schwierigkeiten, die nur in der alten, wortarmen, präjudicirenden Nomenclatur liegen, wenn er von dem, was ich Photirzellen nenne, spricht. Er sagt (1896): »Früher hat man sie einfach ‚grosse helle Zellen' genannt; man könnte sie, da sie in erster Linie für die Augen charakteristisch sind, Augenzellen nennen; ich habe ihnen wegen ihrer von mir entdeckten Beziehungen zu den leitenden Primitivfibrillen der Augennerven, den Namen Retinazellen gegeben. Sehzellen will ich sie nicht nennen, weil die ausserhalb der Augen vorkommenden dieselbe Beziehung zu sensorischen Primitivfibrillen aufweisen und doch kaum zum Sehen dienen können. Ganz passend für letztere ist ja der Name Retinazelle auch nicht, weil sie ausserhalb der Augen keine Retina bilden; sie sind aber ganz so beschaffen, wie diese und der Name soll blos ihre gleiche Beschaffenheit ausdrücken. Uebrigens können wir sie auch subepitheliale, auf die Haut bezogen subepidermale Sinneszellen nennen und diese Bezeichnung passt im Grunde auch auf die Retinazellen. Ich möchte nur nicht durch zwei verschiedene Namen das Missverständniss ermöglichen, als ob sie zwei verschiedene Arten von Sinneszellen wären . . .«

Uns interessiren hier vorwiegend die

Photirorgane.

Ich unterscheide:

Fig. 1.[13])



Pigmentlose Photirzelle eines Egels *(Haementeria officinalis)*. (Vergr. 400 : 1.)
V = Vacuole.

1. P i g m e n t l o s e e i n z e l n e P h o t i r z e l l e n oder Gruppen,
2. p i g m e n t i r t e oder mit pigmentirten Zellen alternirende P h o t i r z e l l g r u p p e n (z. B. bei Quallen und Borstenwürmern),

Fig. 2.



Zwei rechtsseitige epitheliale vertirte Ocellen eines Borstenwurmes *(Chaetopterus variopedatus)*. (Vergr. 100 : 1.)
O = Ocellen, *nst* = Nervenstrang, *bg* = Bindegewebe.

Allen solchen Schwierigkeiten macht das Wort »P h o t i r z e l l e«, das man ja in zweifelhaften Fällen auch mit hypothetischer Einschränkung oder mit Fragezeichen, aber doch zu vorläufiger Verständigung gebrauchen kann, ein gewiss von Vielen erwünschtes Ende.

Das Princip, neu gefundene Gebilde nicht mit alten, aus anderen Gebieten geholten Namen zu bezeichnen, sollte mehr befolgt werden. Man hat z. B. gewisse helle, stark brechende, vacuolige Binnenkörper der Egel-Photirzellen — vgl. Fig. 1, *V* — »Glaskörper« genannt. Zu welchen Missverständnissen muss es aber einen Augenarzt oder Anatomen verführen, wenn er von einem »Glaskörper« im »Auge« der Hirudineen liest!

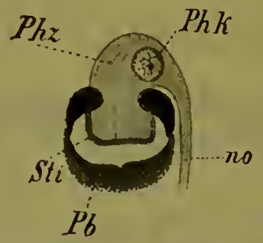
[13]) Fig. 1—5 nach H e s s e. Vgl. das später folgende Referat.

3. pigmentumgebene Photirzellen oder Photirzellgruppen (z. B. bei vielen Plattwürmern, Borstenwürmern, Würmlingen *[Vermidiern]*; Salpen, beim Amphioxus).

Die beiden letztgenannten Typen nenne ich Ocellen. Eine Anordnung, bei der das Licht unter den gewöhnlichen Bedingungen erst die Photirzelle, dann den Opticusabgang trifft, nenne ich vertirt, die entgegengesetzte, wo — wie in der Wirbelthier-Retina — das Licht erst die Opticusfasern, dann die Photirzellen trifft, invertirt.

Die Gruppen selbst pigmentirter („autochromer“) Photirzellen sind in der Regel epitheliale vertirte Ocellen,

Fig. 3.



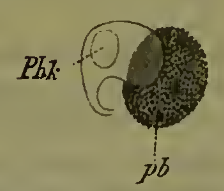
Invertirtes einzelliges Pigmentbecher-Ocell aus dem Hirn eines Borstenwurmes *(Polyophthalmus pictus)*.
Pb = Pigmentbecher, *Sti* = Stiftchensaum der Photirzelle (*Phz*), *Phk* = Photirzellkern, *no* = N. opticus (Primitivfibrille).

Fig. 4.



Einzelomma vom Rumpf eines Röhrenwurmes *(Leptochone aesthetica)* senkrecht zur Achse gesehen. (Vergr. 350 : 1.)

Fig. 5.



(Rechtes hinteres) invertirtes Pigmentbecher-Ocell von *Polystomum integerrimum* (eines in der Froschharnblase schmarotzenden Saugwurmes). (Vergr. 550 : 1.)
pb = Pigmentbecher, *Phk* = Photirzellkern.

die pigmentumgebenen und so vor allseitiger Belichtung geschützten Photirzellen, respective Gruppen vertirte (z. B. *Ommen*) oder invertirte Pigmentbecher-Ocellen.

Kritik der Erfahrungen über primitive Sehorgane.

»Hüten wir uns, auf die Thiere mit zu grosser Sicherheit zu übertragen, was wir von unseren eigenen sinnlichen Wahrnehmungen her kennen. . . . Praktisch wichtiger sind die Untersuchungen über die Grenzen, innerhalb welcher die Thiere mittelst ihrer Sinneswerkzeuge die Aussenwelt zu erkennen vermögen. . . .« (Bergmann und Leuckart, 1852.)

Hemmend im Wege standen dem Fortschritt der Erkenntniss von Bau und Leistung primitiver Sehorgane, ja oft ihrer Auffindung schon, lange Zeit drei hohle Vorurtheile:

I. Der physiologische Irrthum, dass mehr oder minder dunkles Pigment [14]) — wie man es vom Inneren des Wirbelthier-Auges her gewohnt war — ihr wesentlichster Bestandtheil sei und speciell den Umsatz von Lichtreizen in Nervenerregung (»*die eigentliche Lichtempfindung*«) vermittle.

II. Der physikalische Irrthum, dass brechende Medien (»*Cornea*«, »*Linsen-*«, »*Krystall-*«, »*Glaskörper*« etc.) wesentliche Bestandtheile eines Belichtungsänderungen signalisirenden Apparates seien.

III. Der speculative Fehler — ein solcher mindestens im heuristischen Sinne — dass der Umsatz von Lichtreizen in Nervenerregung sehr oft nicht durch specifische Sehorgane geleistet werde, sondern auch durch im Uebrigen Anderes (Getast, Geruch etc.) leistende Apparate, etwa durch die ganze (»*dermatoptische*«) Haut, durch »*Uebergangs-*« oder »*Wechselsinnesorgane*« u. dgl. bewerkstelligt werden könne.

*

Ad I. Die Entbehrlichkeit des Pigmentes.

»Man wird gut thun, in der Bezeichnung ‚Pigmentfleck' nicht einen bestimmten morphologischen Begriff, sondern vielmehr den Ausdruck für ein Organ zu sehen, das uns als ein Unbekanntes und Unerforschtes, kurzum als ein dunkler Punkt im symbolischen Sinne dieses Wortes erscheint.« (Graber, 1879.)

Mit der viel zu alt gewordenen Ansicht, dass »Pigment« der wesentlichste und ursprünglichste Bestandtheil eines jeden Sehorganes sei [15]), muss endgiltig gebrochen werden.

---

[14]) Unter »*Pigment*« sind hier, einerlei, wie wichtig oder nebensächlich sie sein mögen, nicht farbige, lichtzersetzliche Substanzen (*Sehroth*, *Sehgelb*, *Viridin*, *Photästhesin* etc.) zu verstehen, dergleichen an den Stäbchen der Froschretina von H. Müller und Leydig zuerst bemerkt, seit Boll und Kühne bei sehr vielen Wirbelthieren, in letzter Zeit auch bei manchen Wirbellosen gefunden wurden, auch nicht farbige »Oelkugeln«, wie sie in der Amphib-, Reptil- oder Vogelretina vorkommen u. s. w.

Unter Pigment ist hier lichtunzersetzliches, stark absorbirendes, mehr oder minder dunkles Pigment zu verstehen, als solches vergleichbar etwa dem der Chorioidea.

[15]) Gruithuisen, der Entdecker der Rotiferen-Ocellen lehrte: » . . . *Physikalisch richtig ist es, dass dunkle, braune, rothe, violette und blaue*

Die einleuchtende Thatsache, dass Albinos doch nicht blind sind, hätte immer laut dagegen sprechen müssen. Dennoch war und blieb Pigment — vermuthlich, weil es so auffällig ist (auch der Laie spricht ein paar dunkle Punkte an einem Thiere sogleich für »Augen« an) — Jahrhunderte lang das Kriterium für die Ausstattung eines Thieres mit Sehorganen; Thiere, bei denen man es vermisste, galten als »blind« (z. B. Regenwürmer) und Thiere mit Pigmentflecken, zumal am Kopfe, wenn diese auch gar nichts mit Photoreception zu thun hatten und gar nicht benervt waren (z. B. *Amphioxus*), als »beaugt«.

»Pigmentflecke« ohne besondere Organisation hielt man geradezu für die einfachsten, für »*Ursehorgane*« [16]), wobei man

---

Körper vom Lichte stärker angegriffen werden, als helle, gelbe und grüne; unser Auge ist nur darum ein höheres Auge, weil es ein katoptrisches ist.« (Salzburger medicinisch-chirurgische Zeitung. 1818.) . . . Noch zu Ende des XIX. Jahrhunderts kann als paradigmisch etwa folgende Aeusserung Steffan's in einem Vortrag über Entstehung und Entwicklung der Sinnesorgane (Frankfurt 1898) gelten: »Das Sehorgan ist von seiner ersten Entwicklung an wohl charakterisirt und kaum mit einem anderen Sinnesorgane zu verwechseln. Wir können seine Geschichte genau verfolgen von der Differenzirung der Sehsinneszelle ab. . . . Welche charakteristische Veränderung bemerken wir zunächst an der Stelle der Körperoberfläche, wo sich Sinneszellen unter dem Einflusse des sie treffenden Lichtreizes zu Sehsinneszellen umzuwandeln anschicken? Die Stelle wird pigmenthaltig. Das Pigment begünstigt eben den Lichteinfluss. . . .«

Laien, Physiologen und Zoologen sind noch dieser Ansicht, die zumal in der populären und in der zoologischen Literatur in unzähligen Varianten wiederkehrt.

Im Handbuch der Physiologie (1879) sagte Fick gelegentlich der Discussion »des Ortes der Reizung durch Lichtschwingungen«: »Ganz so durchsichtig, wie man früher anzunehmen pflegte, sind zwar keineswegs die reizbaren Schichten der Netzhaut, denn sie erscheinen im durchfallenden Lichte oft purpurroth, absorbiren also in der That einen sehr merklichen Bruchtheil des bekanntlich sehr stark reizend wirkenden grünen und gelben Lichtes. Mir scheint aber selbst diese Absorption noch nicht genügend, um die Reizbarkeit durch die schwächsten Strahlungen erklärlich zu finden und ich würde mich nicht wundern, wenn über kurz oder lang nachgewiesen würde, dass die stark pigmentirten und daher stark absorbirenden Anhangsgebilde der Stäbchen und Zapfen die eigentlichen Angriffspunkte des Lichtreizes sind. Eine Stütze dieser Vermuthung finde ich in der von Alters her bei den Zoologen bestehenden Neigung, stark pigmentirte mit Nervenenden versehene Flecken an der Oberfläche niederer Thiere, ohne Weiteres für lichtpercipirende Organe zu erklären. . . .«

Dieses seltsame Argument ist jetzt nicht mehr stichhaltig; damit soll aber natürlich nicht gesagt sein, dass nicht — speciell im Wirbelthierauge — dem Pigment eine sehr wesentliche Rolle im Sehact zukommen könne.

[16]) Als ein typisches Beispiel derartig werthloser Speculationen kann folgende Stelle aus einem Aufsatz: »Ueber die Entwicklung des Gesichtssinnes« gelten: »Die niederen Thierformen werden nicht viel mehr als eine Lichtempfindlichkeit, beziehungsweise so weit ihre Haut von dunklen Pigmentflecken bedeckt war, ein ,Hautwahrnehmungsvermögen' besessen haben. . . . Die lebendige Substanz ist in ihrer ursprünglichen Erscheinung

oft den Vorgang des »Sehens« in etwas selbstbetrügerischer Weise durch Umsetzung des Lichtes in Wärme zu »erklären« glaubte [17]) und dabei wieder ganz übersah, dass doch unsere Haut-Wärme-Sinnesorgane durchaus nicht pigmentirt sind.

Es ist richtig, dass Pigment, wie es bei allen höher organisirten Photoren fast immer gefunden wird — Albinos sind relativ selten —, so auch zu primitiven Photoren schon sich sehr oft gesellt [18]), aber es kommen bei ganzen Ordnungen von Thieren pigmentlose Zellen vor, die wir jetzt nach der Uebereinstimmung anatomischer und experimenteller Befunde mit grosser Wahrscheinlichkeit als Photirelemente ansprechen müssen, während andererseits gar kein

---

nahezu farblos und durchsichtig. Soll sie für Lichtstrahlen empfindlich gemacht werden, so kann dies nur durch Beschränkung der Durchsichtigkeit, durch Einlagerung von Pigmentstoffen bewirkt werden. Geschieht dies in Form eines oder einiger kleiner umschriebener Pigmentflecke, Farbstoffkörnern, so ist damit die Vorbedingung zur Entstehung eines bestimmt localisirten Sehorganes gegeben. Die geschwärzte Stelle wird sich zu einem immer vollkommeneren Lichtempfindungsapparat weiter entwickeln, indem sie der übrigen Körperoberfläche die Ausbildung anderer Sinnesorgane überlässt u. s. w.« In einer Wochenschrift, die sich »naturwissenschaftlich« nennt (XII, Nr. 3, 1897) wirken solche Gespinste anachronistisch.

Aehnliche Aeusserungen, die mehr oder minder kritiklos seit Jahrzehnten von den Vorgängern übernommen werden, kehren in der deutschen, französischen und englischen Literatur wieder. Ich führe — wohl zum letzten Male — einige solche hier an:

Brass sagt in einem Lehrbuche der Histologie (1888): »*Die einfachsten als Sehwerkzeuge angesprochenen Differenzirungen . . . sind Pigmentanhäufungen.*«

In einem sehr verbreiteten Lehrbuche der Zoologie (1900) heisst es: »*Das einfachst gebaute Auge erscheint als ein scharf umschriebener, mit Nerven, gewöhnlich auch mit einer Linse versehener Pigmentfleck im Epithel der Haut.*« (»Auge« hier natürlich = Photoreceptor.)

Charpentier sagt in einem sonst trefflichen und gerade kritisch werthvollen Vortrage (Sur les phénomènes rétiniens. 1900): »*En premier lieu la lumière a besoin de pigment pour agir. Pas d'élément visuel sans pigment dans la série animale.*«

Conte sagt in seiner »Comparative Physiology« (New York 1900): »*On the exposed epithelial surface certain spots became pigmented and thus more absorbent of light. The Nerves to these spots became specialized to respond to the light. The epithelial cells of these spots became slightly modified by elongation into rodlike form and already we have an eye-spot, the simplest beginnings of an eye.*«

[17]) Das Räthsel des Umsatzes bestimmter Wellenbewegungen in Nervenerregung wird durch Speculationen nicht verringert. In der darwinistischen Literatur liest man nicht selten etwa Folgendes: »In ähnlicher Weise wie der Hörsinn des Ohres aus dem Tastsinn der Haut, hat sich der Lichtsinn des Auges aus dem Wärmesinn der Haut hervorgebildet.« Man kann solche Sätze fast beliebig umkehren oder variiren, ohne dass sie an Werth verlieren. Wie will man das beweisen? Es ist sogar wahrscheinlich, dass im Wasser Licht-Beeinflussbarkeit des Protoplasmas etwas viel Verbreiteteres und Ursprünglicheres war als Wärme-Beeinflussbarkeit. Wie aber aus der Wärmeempfindung eine Licht-

Grund vorliegt, Pigmentflecke ohne besondere zellige Einrichtung und Benervung für »*lichtempfindend*« anzusehen.

Das Beispiel der Wirbelthier- und speciell der menschlichen Albinos lehrt, dass Pigment kein integrirender Bestandtheil der Photoreceptoren ist. Man bedenke etwa, dass mit Hilfe irgend einer im Licht zersetzlichen Substanz, z. B. einer wasserklaren Silbernitratlösung oder irgend eines photographischen Papieres, Licht nachgewiesen werden kann, ohne dass hiezu irgend etwas dunkel Pigmentirtes erforderlich wäre. Damit Lichtwellen irgend eine Wirkung auslösen, hier also Nervenerregung hervorrufen, müssen sie allerdings als Lichtenergieform verschwinden; in einem absolut durchsichtigen Medium wäre das nicht der Fall. Absolut durchsichtig und farblos sind aber die thierischen Gewebe und wohl speciell die photorecipirenden Elemente von einer primitiven Photirzelle bis zu einer hochorganisirten Retina nicht. [19])

---

empfindung wurde, scheint nicht leichter einzusehen als wie solche, etwa aus der Geschmackempfindung entstehen sollte.

Die physikalische Verwandtschaft von Licht und Wärme darf hier nicht täuschen. Für den Menschen ist einfach auf die Mach'schen Empfindungs-Weltelemente zu recurriren, die als gegeben hinzunehmen sind, deren Functionalbeziehungen zu ermitteln Werth hat.

Für die Thierreihe ist zu bemerken: Es ist nicht a priori zu verlangen — wie dies viele vom Darwinismus etwas verzärtelte, sprungscheue Forscher thun — dass in der organischen Natur nur ganz allmälige unmerkliche Uebergänge vorkommen sollen. Sehr beherzigenswerth hat Loeb gesagt: »Im Vorgange der Verflüssigung der Gase lehrt uns die Physik die Möglichkeit sprungweiser Zustandsänderungen bei stetiger Aenderung einer Variablen kennen. Es wäre widersinnig, wenn wir die Möglichkeit solcher Aenderungen in der belebten Natur leugnen wollten . . . (Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie. 1899.)

[18]) Es fiel mir auf, dass das Pigment der Meerthier-Ocellen so häufig nicht schwarz, sondern roth (bis gelbbraun) ist; so auch noch die Pigmentschichte der Alciopiden-Retina. Der albinotische lichtdurchlässige Eindruck, den solche Photoren an den Aquariumthieren machen, darf für die Beurtheilung nicht ohne Weiteres massgebend sein; es ist auch hier zu bedenken, dass im Meer in geringer Tiefe schon nur blaugrüne Strahlen vorkommen; für diese sind die rothen Pigmentwände, Becher, Mäntel etc. so undurchdringlich, wie für das Luftlicht schwarze. Hellblaues Ocellpigment findet sich fast nur bei einigen Nematoden (z. B. *Enoplus caeruleus*), grünes vielleicht bei einigen Medusen, sonst wohl nirgends; häufig bei Süsswasserthieren schwarzblaues, rothes, violettes Pigment.

Duplessis hat darauf aufmerksam gemacht, dass manche Turbellarien, welche im Seichtwasser schwarzbraune Ocellen haben, in grosser Seetiefe carminrothe aufweisen.

[19]) Das Vorurtheil, dass zum »Sehen« Pigment nothwendig sei, lag zum Theil auch dem Streit zu Grunde, der vom XVII. Jahrhundert an darüber geführt wurde, ob die Retina oder die Chorioidea die licht-percipirende Schichte im menschlischen Auge sei. Man wandte die durchsichtige wasserklare Beschaffenheit der Retina — Sehpurpur, Sehgelb u. s. w. waren damals nicht bekannt, wären auch für diese Frage wenig in Betracht gekommen — gegen ihre Bedeutung als »Sehhaut« ein und als Mariotte's

Die Thatsachen sind mit dieser Erwägung ganz in Uebereinstimmung: Pigment mag sich sehr oft und sehr zweckmässig zu den Photoren als mehr oder minder wichtig, vorwiegend wohl zur Absorption überschüssigen Lichtes, zur Vermeidung allseitiger Belichtung der recipirenden Zellen (und somit vielleicht zur Vermeidung zu rascher Aufzehrung der photochemischen Substanzen) hinzugesellen (Pigmentschirme, -Becher etc., die weiterhin Motoreception, Localisation etc. mit ermöglichen); es mögen oft die Pigmentzellen nebstbei eine Rolle im Stoffwechsel der Photirzellen spielen u. s. w., aber das Pigment ist nicht unentbehrlich und kann selbst dort, wo es vorhanden ist, gerade nicht als wesentlicher Bestandtheil der zunächst lichtrecipirenden Elemente, nicht als der Leister des Umsatzes von Lichtwellen in Nervenerregung aufgefasst werden.[20])

Während noch viele Zoologen daraus eine Capitalfrage machten, ob Pigment zum Sehen nothwendig sei oder nicht[21]),

---

aufsehenerregende Entdeckung eines blinden Fleckes im Auge sich bestätigte, schien der Streit eine Zeit lang für die Chorioidea entschieden, da ja gerade diese, nicht aber die Retina ein Loch genau an der Stelle hatte, die dem blinden Fleck entsprach. Die Nervenfaserschichte der Retina, die das Blindfleckräthsel hätte lösen können, wurde erst 1839 von Bidder, Remak und Henle, die percipirende Retinamosaik, die ja wirklich dort auch ein Loch hat, erst 1857 von H. Müller beschrieben. Noch 1858 bemerkte Brewster gelegentlich der Vorstellung eines Patienten mit nur central erhaltenem Gesichtsfeld (Rep. Brit. Assoc.): »*If the microscope proves that there is no retina corresponding to that area, we must consider that the choroid coat is the seat of vision.*«

[20]) Wie verdreht hier manchmal gedacht wurde, mag durch Folgendes illustrirt werden: Fries und Vejdovsky beschrieben »blinde« Höhlen- und Brunnenplanarien und Mesostomum-Arten. (Wir würden uns heutzutage natürlich nicht mit diesem Befund begnügen, sondern den mikroskopischen Nachweis des Fehlens der Photirzellen mindestens an den den Ocellen bei den Nächstverwandten entsprechenden Theilen verlangen.) Dies citirt Hallez und bemerkt: »Si l'on réfléchit que les *Mesostomum* n'ont que des points oculiformes sans lentille réfringente, on comprendra toute l'importance du fait signalé par Vejdovsky, puisqu'il démontre d'une manière positive que les simples taches pigmentaires oculiformes ont non seulement la même valeur morphologique que les yeux pourvus d'un cristallin, mais encore qu'ils jouent un rôle physiologique semblable.« Jetzt sagen wir: Ein Pigmentfleck ohne Photirzelle mag nach Patten »heliophag« sein, mit Photoreception hat ein solcher nichts zu thun. Wesentlich ist die Photirzelle.

Eine seltsame Vermuthung über die Pigmentfunction hat Metcalf geäussert (1895). Er meint: Licht könnte vom Pigment absorbirt, durch chemische Action in Wärme umgesetzt werden, so die umgebenen Zellen erwärmen und hiedurch deren Erregbarkeit für Reize irgend welcher Art, also auch Lichtreize, erhöhen.

[21]) Typisch ist etwa folgende Bemerkung: »The colouring matter of the blue ocular spot of the above-mentioned species of *Actinia* has been spectroscopically investigated by Mac Munn and these investigations have led him to believe that it is possible that this pigment is capable of ab-

und bei der Beschreibung niederer Thiere oft unkritisch Pigmentflecke — die besonders bei Speculationen über die »*Ursehorgane*« sehr beliebt waren — als »Augen«, pigmentflecklose Thiere oft als »blind« angaben, traf Helmholtz, dem diese Dinge fern lagen, das Richtige, als er sie nur streifte — in seiner Einleitung zur physiologischen Optik — mit der Erwartung, dass auch Photoren ohne Pigment vorkommen mögen, »*die nur der Beobachter in keiner Weise als solche erkennen kann*«.

Seither ist es aber gelungen, eine Reihe pigmentloser Gebilde mit grosser Wahrscheinlichkeit als Photoren zu erkennen, die früher der näheren Untersuchung leicht entgehen konnten — ähnlich etwa, wie Glasthiere im Wasser unsichtbar sind — so lange man die wesentlichen Kriterien des Zellbaues und der Benervung lichtrecipirender Elemente nicht kannte und vorwiegend nach dem meist schon makroskopisch oder bei geringer Vergrösserung auffälligen Pigment fahndete. Solche pigmentlose Photirzellen oder Photirzellgruppen finden sich — von Albinos abgesehen — bei *Lumbriciden, Hirudineen* und *Salpen*[22]); ihresgleichen werden gewiss auch bei manchen anderen früher für »*augenlos*« (photorlos) gehaltenen Thieren vorkommen.

Aber auch jetzt noch kann die Aufgabe, ein paar Photirzellen — selbst bei pigmentirten schwindet oft durch die Präparation der Farbstoff — in einem ganzen Thier aufzufinden — etwa wie einen bestimmten Halm in einem Wagen Heu — aus naheliegenden Gründen eine recht schwierige sein; wenn wir auch ungefähr wissen, was und wie zu suchen ist, so kennen wir doch gewiss noch nicht alle charakteristischen Merkmale der verschiedenen Photirzellen, es könnten von den bis jetzt gefundenen sehr abweichende vorkommen; selbst wo wir mit grosser Wahrscheinlichkeit Photoren von geläufiger Art supponiren dürfen, könnten sie uns doch entgehen: es

sorbing certain rays of light, so as to enable the animal to distinguish light from darkness« (Griffiths, Physiology of the Invertebrata. 1892). Wir sind noch weit davon entfernt, spectroskopisch ein Photirorgan diagnosticiren zu können.

[22]) Goeppert und Metcalf gebührt wohl das Verdienst, in ihren unabhängig von einander gegebenen trefflichen Beschreibungen der *Salpen*-Ocellen auf das Vorkommen einzelner pigmentloser Photirzellen (»*Retina-, Sehzellen*« »accessorische Augen«) im Ganglion neben den invertirten Pigmentbecher-Photirzell-Gruppen ausdrücklich hingewiesen zu haben. (Goeppert, Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. Morphologisches Jahrbuch, 1892, XIX; Metcalf, The Eyes etc. of Salpa. 1893.)

Die zuletzt von Apathy vorzüglich beschriebenen pigmentlosen Photirzellen der *Hirudineen* hat zuerst Hesse entschieden als photorecipirende Elemente in Anspruch genommen. Bei den *Lumbriciden* hat er ähnliche selbst entdeckt.

handelt sich um mikroskopische Gebilde, die bei der Präparation verändert, anderen gleichartig, unkenntlich gemacht werden könnten etc. Die grösste Vorsicht in der Behauptung negativer Befunde wird hier noch lange am Platze sein; keinesfalls darf in Zukunft ohne genaue mikroskopische Untersuchung auf Photirzellen das Fehlen solcher bei irgend einem Thier angenommen werden.[23])

*

Ad II. Die Entbehrlichkeit brechender Medien.

»Verschiedene Wissensgebiete entwickeln sich oft lange Zeit nebeneinander, ohne dass eines auf das andere Einfluss nimmt. Gelegentlich können sie aber wieder in engeren Contact treten, wenn bemerkt wird, dass die Lehren des einen durch jene des anderen eine unerwartete Aufklärung erfahren. Dann zeigt sich sogar das natürliche Bestreben, das erstere Gebiet ganz in dem letzteren aufgehen zu lassen. . . . Man könnte fast sagen, die gewöhnlichen Rollen der Fächer seien vertauscht.« (Mach. 1900.)

Anstatt sich etwa zu fragen: Was leisten niederen Thieren ihre Sehorgane, was für Bau kann nach solchen Leistungen erwartet werden, was für Bau wird gefunden? — glaubten zu einer gewissen Periode die Thierforscher, physikalischer als die Physiker sein zu müssen und bemerkten es trotz der sonst so verbreiteten Vorliebe, Teleologien zu finden, nicht, wenn die Resultate nicht stimmten, so wie manche Schüler, wenn sie im Einzelnen auch für gewöhnlich gut rechnen, doch niemals darüber stutzig werden, wenn sie etwa bei der Multiplication zweier dreistelliger Zahlen einmal eine achtstellige herausbekämen.

Selbst ein verdienstvoller Forscher, wie Quatrefages z. B., der hier als Sprecher einer ganzen Schaar von Zoologen gelten kann, sagt: »*L'oeil est peut-être de tous nos organes celui qui se prête le plus aux applications des lois de la physique. C'est évidemment un appareil dioptrique, dont la partie essentielle est le cristallin ou lentille destinée à réunir et à concentrer les rayons lumineux. Ainsi la présence d'un cristallin ou d'une partie propre à en remplir les fonctions devra, ce me semble, emporter avec elle la conviction que l'organe qu'on examine est bien réellement un oeil . . .*[24])

[23]) Früher machte man es sich sehr leicht. Sobald ein »augenloses« Thier auf Lichtreize reagirte, war es eben »dermatoptisch« oder »somatoptisch« — es »sah« mit der »ganzen Haut« oder mit »Wechsel-Sinnesorganen«. Es ist klar, dass solche Beruhigung geeignet war, die oft recht mühsame Auffindung neuer Photoren zu verzögern.

[24]) Aus solchen Aeusserungen sieht man erst, was für grossen Fortschritt zu ihrer Zeit Joh. Müller's Lehre von den specifischen Energien bedeutete. Die Meinung muss allen Ernstes verbreitet gewesen sein, dass irgend ein Pigmentfleck »Lichtempfindung« oder »Gesicht« vermitteln könne, wenn ihm nur eine »Linse« vorgelagert war. Man denke auch an Leuchtorgane.

Da man nun ein »Auge« überall finden wollte, beschrieben ganze Generationen, zumal von Systematikern, folgsam und gedankenlos jede helle, oft etwas stärker als die Umgebung lichtbrechende Photirzelle als »Linse«, ganz unbekümmert darum, dass eine solche — man denke, eine mikroskopische einzellige Linse! — ihrer Form nach oft gar kein brauchbares Bild liefern konnte, und dass vor Allem nichts Benervtes, Musivisches dahinter war, was man mit irgend welcher Berechtigung als Retina hätte ansprechen können.

Dennoch wurde diese Lehre mit solcher Sicherheit vorgetragen und oft in so conventioneller, unnaturalistischer, geschönter Darstellungsart illustrirt, dass ein Beobachter, der zunächst ohne eigene Erfahrung, mehr physiologisch als zoologisch geschult, an die Probleme herantrat, zwar die Verkehrtheit der Auffassung sofort spüren und besonders die Unwahrscheinlichkeit von einzelligen Linsen ohne Netzhaut sofort erkennen musste, doch aber stutzig werden und sich anfangs — natürlich vergebens — bemühen konnte, irgend einen Sinn in die officielle Auffassung hineinzubringen, zumal wenn noch ebenso unkritische Angaben über das *»unzweifelhaft vortreffliche Sehen«* der Thiere (z. B. der *Rotiferen*) hinzukamen. Hatte man dem wahrlich wenig fruchtbringenden Studium solcher Schilderungen kostbare Zeit gewidmet, so mochte es manchmal schwer fallen, ihrer ohne Ressentiment zu gedenken und die Frage drängte sich auf, ob es nicht auf vielen anderen Gebieten, in denen man nur nicht so competent geworden war, ähnlich aussehen könnte. Nun mögen wenigstens andere vor jenen Irrwegen gewarnt sein.[25])

Die Ansicht, welcher z. B. Reichenbach (1879) typischen Ausdruck gibt, wenn er als *»die drei Factoren der Sehorgane«* bezeichnet: *»Nervenstäbchen, Pigment und lichtbrechende Medien«* ist heutzutage nicht mehr haltbar.

---

[25]) Kritikloses Vergleichen — die charakteristische Eigenheit unnaturwissenschaftlicher Menschen — hat hier die Forschung um Jahrzehnte zurückgehalten. Wenn man an den Ocelloiden der Protozoen die Bestandtheile des Wirbelthierauges nachweisen wollte, wenn ganze Generationen von Schnittern gehärteter Präparate an den Ocellen der Würmer Linse, Chorioidea, Retina, Ganglion opticum auffanden, so hatte das nicht mehr Werth, ja schuf eher Verwirrung, als etwa das Aufspeichern von Baumwurzeln oder Felsstücken, die eine entfernte Aehnlichkeit mit Thierköpfen aufweisen, in manchen Naturalien-Museen.

Jene aus der Wirbelthieranatomie in die Zoologie übertragenen Ausdrücke waren geeignet, Ueberschätzungen der Function einzuführen, deren Spuren noch jetzt fühlbar sind. So heisst es in einem Jahresberichte (von 1900): *»Claparède's Angaben von der grossen Sehschärfe von Branchiomma sind richtig etc.«* — Damit war gemeint, dass der Wurm auf geringe Schwankungen der Lichtintensität in die Röhre zurückfährt. Aber was für einen Sinn hat es, dies heutzutage *»Sehschärfe«* zu nennen?

Collectiv wirkende linsenähnliche Gebilde kommen fast nur im Bereich der epithelialen vertirten Ocellen (ektodermale cuticulare Verdickungen und Ueberwölbungen der Photirzellen bei manchen *Medusen, Echinodermen*, Ommen, primitive Complex-Augen bei manchen *Polychäten* und *Acephalen* etc.) vor; sie sind dann in functionell nicht misszuverstehender Weise den zunächst lichtrecipirenden Theilen der Photirzellen vorgelagert, haben auch hier wohl niemals die Bedeutung eines bildentwerfenden, sondern höchstens eines lichtconcentrirenden Apparates.

Bei den unter den niederen Thieren so ungeheuer verbreiteten invertirten Pigmentbecher-Ocellen, denen solche lichtsammelnde Vorlagerungen fast durchwegs fehlen, wurde aber, da man eine mehr oder minder bilderzeugende Linse *à tout prix* haben wollte, als solche die Photirzelle selbst beschrieben, deren invertirte Benervung übersehen oder ignorirt. So wimmelt es in der Literatur von »Augen mit Linsen« bei *Tricladen, Polycladen, Rhabdocölen, Trematoden, Nemertinen, Naididen, Nematoden, Polychäten, Wurmlarven, Rotiferen, Ascidienlarven* u. s. w. Als »Retina« wurde dann mit Vorliebe die Pigmentbecherzelle, welche die Photirzelle zum Theil umfasst, respective der mehrzellige Pigmentbecher angesehen. Oft wurde ein solches »*Auge*« auch blos als aus »*Linse und Chorioidea*« bestehend geschildert.[26])

Oft wurden — wo es sich um mehrere Photirzellen in einem Pigmentbecher handelte — »*mehrere Linsen*« angegeben, ohne dass man darüber nachdachte, wozu denn mehrere Bilder desselben Objectes neben- und übereinander dienen sollten. Oft wurden kühne Hypothesen gesponnen: So sollte der die Hiru-

[26]) Sogar bei einzelligen Wesen (*Infusorien*, *Peridineen*, Schwärmsporen von *Algen*) wurden solche Augen beschrieben. Pouchet fand eine »Krystalllinse« und eine »Gefässhaut« — »*kurz, das Gesichtsorgan dieses Kranzthierchens ist genau aus den nämlichen Theilen zusammengesetzt, wie das eines Metazoons, bis auf einen Punkt, die Abwesenheit eines nervösen Elements*«. (Binet 1892.)

Eine minder sanguinische Auffassung macht etwa Folgendes wahrscheinlich: Lichtrecipirende Stellen im Protozoenleib — ich nenne solche »Ocelloide« — scheinen oft durch dahinterliegendes Pigment (daher z. B. der von Ehrenberg herrührende Name *Euglena* (Schönauge) charakterisirt, oft aber morphologisch für uns vorläufig nicht erkennbar zu sein. Was man früher als »*Linse*« bezeichnet hat, scheint in vielen Fällen nichts Anderes zu sein als ein Stärkekorn (Francé). Dafür, dass — ähnlich wie in den invertirten Pigmentbecher-Ocellen — nicht die pigmentirte Partie, sondern eine ihr vorgelagerte der Lichtreception dient, spricht ein Versuch Engelmann's (1882): Wirft man einen scharfen Schatten von hinten her auf eine im belichteten mikroskopischen Gesichtsfeld vorwärts schwimmende *Euglena*, so reagirt sie nicht, so lange nicht der Vordertheil mit dem Ocelloid ins Dunkel taucht; so wie dies aber geschieht, benimmt sie sich so, als ob der ganze Körper verdunkelt worden wäre; und dasselbe geschieht, ehe noch der »Pigmentfleck« beschattet wird.

dineen-Augen erfüllende »*Glaskörper*« — die Photirzellmasse — vorgewölbt und eingezogen, hiedurch also gar eine Accommodation bewirkt werden!

Der Gipfel des Unsinns wurde bei einer durchaus nicht seltenen Art der Darstellung erreicht, wonach die »*Linse*« vom Pigmentbecher umschlossen und vor der Linse »*Retinazellen*« oder ein »*Ganglion opticum*« gelegen sein sollten; die von einem Object ausgehenden Strahlen hätten also hier erst die Retina passirt, wären dann durch die Linse zu einem Bild vereinigt und endlich von der »*Chorioidea*« absorbirt worden — während die Sache einfach so liegt, dass — oft die kernhaltigen — Theile der invertirt benervten Photirzellen vor dem Pigmentbecher, andere Zelltheile (Stiftchensäume etc.) — vermuthlich die zunächst lichtumsetzenden — innerhalb liegen, »Linse«, »Retina« und »Ganglion opticum« überhaupt nicht vorhanden sind.[27])

Fig. 6.



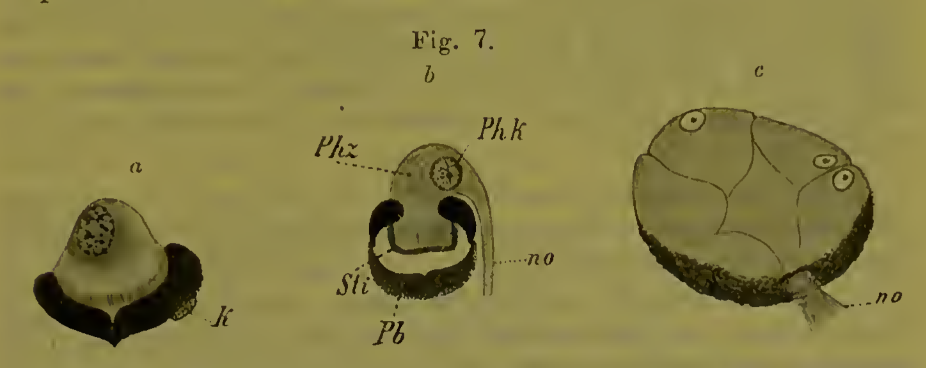
Paradigmen der früher üblichen Ocelldarstellung.
a Vordertheil eines Nematoden *(Enoplostoma minus)*. »Augenflecke mit Linsen« (aus einer Arbeit vom Jahre 1870). (Vergr. 135 : 1.)
b »Augenfleck einer *Nephthys*- (Vergr. 600 : 1),
c einer *Phyllodoce*-Larve (Vergr. 600 : 1), wo der Pigmentmantel in zwei klappenförmige Hälften zerlegt erscheint, zwischen welchen die Linse wie eine Kastanie zwischen den Lappen der aufgesprungenen Schale liegt«. (Nach einer Publication aus dem Jahre 1896; diese Auffassung war bis zu Ende des XIX. Jahrhunderts die übliche.) Wir würden jetzt sagen: Ein Pigmentbecher (ein- oder zweizellig?) umschliesst eine oder zwei Photirzellen

[27]) Es ist interessant, dass ein nach vielen Richtungen so hervorragender Forscher wie Leuckart auch hier das Richtige ahnte. Er sagt, wie ich nachträglich finde, von den Trematoden-Ocellen (1882): »Sie liegen in der Regel zu viert auf der Aussenfläche des Hirns und bestehen aus einer Pigmentmasse, die nicht selten einen linsenartigen hellen Körper einschliesst; ob dieser freilich eine wirkliche Linse darstellt und nicht vielleicht als percipirendes Gebilde wirkt, dürfte zweifelhaft sein.«

Diese Anregung fiel aber gleich manchen ähnlichen Andeutungen (Böhmig) lange nicht auf fruchtbaren Boden. Auch wenn die jetzt, zumal seit Hesse's Arbeiten, mit voller Klarheit beginnende natürlichere Auffassung der primitiven Photoren Vielen als eine Art Erlösung erscheinen

Dass sich solche Thiere auch nicht so benehmen, als ob sie ein Idiren hätten, blieb — wie oft das lebende Thier überhaupt — unbeachtet.

Fig. 7.



Paradigmen der modernen Auffassung.

a Invertirtes Pigmentbecher-Ocell von *Spio fuliginosus.* (Vergr. 700 : 1.) Der einzellige Pigmentbecher (dessen Kern bei *k*) umschliesst eine Photirzelle mit Stiftchensaum.

b Invertirtes einzelliges Pigmentbecher-Ocell aus dem Hirn von *Polyophthalmus pictus.* (Vergr. 700 : 1.)
Pb = Pigmentbecher, *Sti* = Stiftchensaum der Photirzelle (*Phz*), *Phk* Photirzellkern, *no* = N. opticus.

c Mehrzelliges Pigmentbecher-Ocell von *Nephelis octoculata.* (Vergr. 700 : 1.) Die Photirzellen nur in Contouren angedeutet, der N. opticus durchbricht den Pigmentbecher.

sollte, so wird doch der Unfug, bei niederen Thieren »*Augen*« mit »*Linsen*« u. s. w. zu beschreiben, gewiss noch lange fortdauern, genau so wie noch immer von Ohren, Otocysten, Otolithen sogar bei Thieren gesprochen wird, denen Gehörsinn zuzuschreiben absolut keine Berechtigung vorliegt.

[23]) Ein ähnliches Missverständniss aus einseitig physikalischem Denken war der richtigen Auffassung des Complex-Auges lange hinderlich. Die im Wesentlichen zutreffende Theorie Joh. Müller's vom aufrechten Bilde im Krebs- und Insectenauge wurde von den meisten Forschern aufgegeben, nachdem Brants, Grüel und Gottsche die schon von Leeuwenhoek gesehenen, aber in Vergessenheit gerathenen Bildchen wieder nachgewiesen hatten, welche in jedem Omma für sich von den collectiven Medien entworfen werden. Ja es wurde in sehr gekünstelter Weise in jedes Omma eine ganze Retina hineinconstruirt.

Wie verkehrt eine solche Auffassung des musivischen Sehens ist, zeigte schlagend Boll (1872), indem er nachwies, dass auch in jedem Wirbelthier-Netzhautstäbchen ein umgekehrtes verkleinertes Bild äusserer Objecte entworfen wird. »Doch wird Niemand diesen von den Stäbchen entworfenen Bildern irgend eine physiologische Bedeutung für den Sehakt zuschreiben oder etwas mehr in ihnen sehen wollen, als eine mit der Linsennatur unabänderlich verbundene physikalische Curiosität.«

Exner hat dann gezeigt, dass die Gottsche'schen Solitärbildchen unter natürlichen Bedingungen gar nicht zu Stande kommen, sondern erst nach Entfernung der Krystallkegel.

Die Theorie Joh. Müller's ist durch viele anatomische Arbeiten, zumal von Grenacher, rehabilitirt worden und Exner hat gelegentlich seiner grundlegenden physiologischen Arbeiten über das Complex-Auge das aufrechte Superpositions-Netzhautbild — des Leuchtkäferchen-Auges — demonstrirt und sogar photographisch festgehalten.

Für die Wirbelthiere wurde von Kepler die Auffassung der Linse als eines rein bilderzeugenden Theiles begründet — noch Porta (1538—1615) hatte die Linse für den auffangenden Schirm im Auge gehalten; für viele Wirbellose hat jetzt die bis vor Kurzem übliche Betrachtung der »*Linse*« als eines bilderzeugenden Theiles der Auffassung als eines licht-recipirenden Elementes (Photirzelle etc.) zu weichen.

Die Beobachtung, dass die klare, stark brechende Photirzelle oder eine dichtgehäufte Menge solcher im Ocell irgend eines niederen Thieres unter günstigen Umständen ein umgekehrtes verkleinertes Bild äusserer Objecte entwirft, ist meines Wissens nie gemacht worden, aber sie könnte noch kommen und dann unrichtig interpretirt werden. Dass eine Luftblase oder ein Fetttröpfchen — eventuell in einem Thier — Bilder entwerfen kann, ist jedem Mikroskopiker geläufig; wir halten aber doch solche Gebilde nicht für »*Linsen*«. Auch eine Photirzelle könnte es unter Umständen thun und wäre doch nicht als »*Linse*« aufzufassen, wie bisher so oft geschah.[28]) Höchstens wäre daran zu denken, dass durch die etwaige accidentelle Collectivwirkung für Strahlen aus einem minder stark brechenden Medium solche auf die zuhinterst liegenden, vielleicht zunächst lichtumsetzenden Theile concentrirt werden könnten.

Bildmässiges Sehen — wozu man früher gern die »*Linse*« gehabt hätte — wäre für eine Unzahl niederer Thiere ganz zwecklos; selbst mit der Phrase, dass sie »*blos hell und dunkel unterscheiden*« ist schon zu viel gesagt; wir können nicht wissen, ob sie irgend etwas »*unterscheiden*«. Für eine Menge mit primitiven Photoren ausgestatteter Wirbelloser spielt optische Orientirung im Raume eine sehr geringe Rolle, sehr viele sind vorwiegend Tast- und Witterungthiere, finden nicht etwa optisch ihre Nahrung oder ihre Feinde, sondern werden höchstens behütet, sich anzustossen. Statt zu sagen: »*sie richten sich nach dem Lichte*«, sagen wir correcter: Sie werden vom Lichte gerichtet (Phototropien) und reagiren ausserdem, wenn überhaupt, so mit sehr einfachen, typischen Bewegungen auf plötzliche Belichtungsänderungen (eventuell Beschattungen).

So kennt man z. B. bei Seesternen trotz relativ hochentwickelten Photoren, die Watase sogar den Complex-Augen der Arthropoden homologisirt hat, blos Phototropien. Das Witterungsfeld ist wichtiger und in gewissem Sinne weiter als das Photirfeld. Nach Pronho nähert sich ein Seestern aus $^1/_2$ *m* Entfernung einem todten Fisch auch nach Entfernung der Ocellen. Schnecken kriechen aus 1 *m* Entfernung auf eine kartoffelberiebene Stelle zu, kümmern sich um eine Kartoffel-

scheibe nicht, die durch eine Glasplatte getrennt, neben ihnen liegt.

Wenn auch die Phototropien im Allgemeinen nicht an das Vorhandensein specifischer Photoren gebunden, sondern oft durch directe Lichtreizbarkeit des Protoplasmas — also wie bei den Pflanzen — vermittelt zu sein scheinen, so dürfte doch, wo Photoren vorhanden sind, ihre primitivste und vorwaltende Leistung oft in der Vermittlung der Phototropien [29]) bestehen — nicht wie man früher phrasenhaft meinte, in einem »*rudimentären Sehen*« oder im »*Unterscheiden von Hell und Dunkel*«, worin immer etwas von der unklaren Ansicht liegt, als ob niedrig organisirte Thiere ein Interesse hätten, zu wissen, welche Objecte hell, welche dunkel sind, oder wann es Nacht ist, wann man schlafen gehen muss u. dgl.

Ueberaus verbreitet sind ferner — wozu es auch noch keines dioptrischen Apparates bedarf — Reactionen auf Bewegung äusserer Objecte, beruhend auf Moto-Receptions-Leistung der Photoren. Der ganzen, vorwiegend auf Fressen und Flucht eingerichteten Thierwelt werden durch Veränderungen in der Umgebung Feinde oder Beute signalisirt. Damit mag es zusammenhängen, dass den niedrigen Thieren so viel häufiger ein auffallend grosses Photirfeld als ein circumscriptes Idiren gegeben ist — man denke an die den ganzen Raum nach drei Dimensionen beherrschenden Ocellen vieler Quallen, an die das Vordertheil oder den ganzen Körperrand besetzenden Ocellen vieler Turbellarien, an das Hohlrinnen-Ocell der Solitärsalpen, die Kugel-Ocellen der Chaethognathen, an die nach vier verschiedenen Richtungen geöffneten Pigmentbecher oder Augen vieler Würmer, an die Tausende von Ommen an den Kiemenfächern der Serpulaceen u. s. w. [30])

[29]) Bei manchen Thieren scheint eine Beziehung der Photoreception zur Auswerfung der Sexualproducte zu bestehen. So erwähnt Brooks von vier Medusen, dass sie regelmässig um 20 Uhr Eier legten, Murbach von *Gonionemus*, dass sie um 20 Uhr (eine Stunde nach der Dämmerung zu jener Jahreszeit) Eier und Sperma von den Gonaden entleerten; sie thaten es auch zu anderer Tageszeit, wenn man sie für eine Stunde ins Dunkle brachte. *Ciona intestinalis*, eine Ascidie, wirft ihre Sexualproducte täglich 1—1½ Stunden vor Sonnenaufgang aus und Castle hat gefunden, dass, wenn man Nachts mit einer Lampe an das Aquarium tritt, die Thiere sich zwei- oder dreimal heftig zusammenziehen, worauf man bald hunderte kleine goldige Eier im Wasser flottiren sieht. Beim Palolowurm (*Eunice viridis*), der zweimal im Jahr (im October und November) zur Zeit des letzten Mondviertels zwischen Morgendämmerung und Sonnenaufgang in kopflosen Bruchstücken an die Meeresoberfläche emporsteigt, um die Sexualproducte auszuwerfen, hat Hesse das Vorhandensein segmentaler, epithelialer Bauchocellen (die früher für Drüsen gehalten wurden) wahrscheinlich gemacht.

[30]) Auch bei höheren Thieren fehlt oft eine Stelle deutlichen Sehens, spielt noch die Ausdehnung des Photir- oder Gesichtfeldes eine grosse Rolle.

Es ist gar nicht nöthig, dass sich zur Moto-Reception auch Localisation oder Richtungs-Reception gesellt; so haben ja auch wir in der äussersten Peripherie des Gesichtfeldes bei objectiven Veränderungen die Empfindung, dass sich »etwas bewegt« habe, ohne dass wir sagen könnten, woher und was und wie. [31])

Für einen hilflosen Röhrenwurm ist es wichtig, in sein schützendes Gehäuse zu verschwinden, wenn sich »irgend etwas« bewegt, in diesem Falle also optisch verändert; eine »*Unterscheidung*« zwischen Hell und Dunkel, ein »*Schattensehen*« [32]) ist ganz überflüssig, eine Nachricht, in welcher

---

Ich bringe damit die kolobomähnliche prälentale Oeffnung in der Iris vieler Knochenfische, sowie eine analoge Bildung bei den Baumschlangen (vgl.: Die Accommodation in der Thierreihe. Wiener klinische Wochenschrift. 1898, Nr. 42) in Zusammenhang. Besonders deutlich ist die Vergrösserung des Gesichtfeldes selbst auf Kosten der Camera-Dichtheit bei vielen *Heteropoden*: Hier hat die pigmentirte Bulbuswand oben, unten oder seitlich (aussen) grosse Oeffnungen oder viele kleine Lücken, denen gegenüber (respective in denen) Photirzellen nachweisbar sind, während die eigentlichen Retinazellen im Grunde des Auges, der Linse gegenüber liegen.

[31]) Vgl.: Exner, Ueber optische Bewegungsempfindungen. Biologisches Centralblatt. VIII, Nr. 14, 1888 u. a. w.

[32]) Man hat — das Wesen der Stoffwechseländerungen in den Receptoren ganz übersehend — allen Ernstes discutirt, »*ob der Schatten, die Negation des Lichtes, als Reiz wirken kann?*« Rawitz hat sich dagegen ausgesprochen.

Eine der werthvollsten Aufklärungen auf diesem Gebiete ist Uexküll zu verdanken, der, um die Belichtung- und Beschattungreflexe tropischer See-Igel zu studiren, eigens nach *Dar-es-salaam* gereist ist, und dort bei dieser Gelegenheit eine Filiale der Neapler zoologischen Station begründet hat. Seiner inhaltreichen, mir freundlich in den Correcturbogen zur Verfügung gestellten Mittheilung (*Zeitschrift für Biologie*) kann ich hier nur so viel entnehmen, dass es im Wesentlichen die »Entlichtung« ist, welche den Reflex der Stachelneigung gegen das beschattende Object auslöst.

Die vorliegenden Thatsachen stimmen zu folgender Anschauung: Die Belichtungreflexe kommen dadurch zu Stande, dass bei der Zersetzung des im Organismus producirten Photoreceptoren-»Purpurs« die ableitenden Primitivfibrillen in eine Erregung versetzt werden, welche im Nervensystem sich verbreitet und an den Stachelmuskeln Bewegungen auslöst. So kann die Lichtflucht (negative Phototropie), so kann heftige Stachelbewegung bei Besonnung etc. zu Stande kommen. Zugleich aber werden, so lange die mehr oder minder intensive Belichtung anhält, gewisse bipolare Ganglienzellen (»*Tonuscentren*«) mit Energie geladen, welche, sowie die Belichtung unterbrochen wird, wieder in Form von Erregung zu den Stachelmuskeln abfliesst, so dass die Stacheln sich im Allgemeinen dem beschattenden Object entgegenstellen (es ist natürlich unter künstlichen Bedingungen leicht, das Thier zu »täuschen«). Man denke zur Verbildlichung etwa an einen Kautschukballon (z. B. »*le cochon mourant*«), der sich, so lange man hineinbläst, ausdehnt, sonst aber keine Wirksamkeit entfaltet; sowie man ihn vom Munde entfernt, schiesst die Luft heraus und kann verschiedene Wirkungen produciren; dabe ist es gleichgiltig, ob die Ladung des Ballons durch allmäliges od· nellcs oder unterbrochenes Hineinblasen bewerkstelligt wurde.

Mit der Annahme, dass die beim Beschattungrefl
Energie keine selbstständiges Product des Thierköipers ist, sondern von

Richtung der Schatten eines Angreifers über ihn hinzieht, ziemlich gleichgiltig, und so zieht er den Kiemenfächer ein, so schliesst eine Muschel ihre Schalen, wenn auch nur ein Wölkchen das Fenster des Aquariumraumes ein klein wenig verdunkelt. Aehnliches gilt wohl oft für das Aufleuchten oder die Annäherung eines leuchtenden Thieres.

In vielen Fällen wird allerdings die Stellung der nach verschiedenen Richtungen disponirten Photoren — z. B. bei einem über sie hinziehenden Schatten — auch Richtungs-Reception und damit vielleicht die Auslösung verschiedener, zumal auch aggressiver Reactionen ermöglichen. Die Reaction auf Beschattung als auf eines der häufigsten Signale von Beuten oder Feinden oder Artgenossen — ist etwas sehr Ursprüngliches [33]) und überaus verbreitet; auch wir wenden noch jedem im Gesichtsfelde auftauchenden, also in der Regel beschattenden Object, zwangmässig Fixirpunkt und Aufmerksamkeit zu.

Formen zu sehen, wozu man so häufig eine »Linse« nachweisen wollte, wäre für die grosse Menge der niederen Thiere ein Luxus, ist es wahrscheinlich für viele höhere

---

der beim Lichtreflex wirksamen Energie herstammt, stimmt auch die Thatsache, dass wohl bei manchen See-Igeln Lichtreflexe vorkommen ohne Beschattungreflexe, dass aber niemals Beschattungreflexe vorkommen, wo nicht auch Lichtreflexe vorhanden wären.

Ob sich ähnliche Verhältnisse für andere niedere Thiere ergeben werden, bleibt künftiger Forschung vorbehalten.

Bio-teleologisch interessant ist Folgendes: Der typisch kurzstachelige *Sphaerechinus* schützt sich — als Feinde kommen wesentlich die Seesterne in Betracht — mit seinen Giftzangen: ihm fehlt der Beschattungsreflex. Sehr gering entwickelt ist er bei *Arbacia*; die mächtig besperrmuskelten dichtstehenden Stacheln dieses See-Igels verfallen auf Reiz in allgemeinen Tonus und schützen so das Thier. Bei den *Diadematiden* mit ausgesprochenem Beschattungreflex sind die Stacheln lang, schlank, gebrechlich und ohne Tonus, äusserem Druck leicht nachgebend; Giftzangen fehlen und bei chemischer Reizung durch einen Seesternarm schlagen die Stacheln sogar auseinander. Hier wird aber der Angreifer durch die Länge der Stacheln und eventuell durch die Entgegenrichtung bei Beschattung, schon bevor er gefährlich nahe kommen kann, abgehalten, zumal die Stacheln dabei zusammenschlagen und keine weiten Zwischenräume lassen.

[33]) Es ist interessant, dass Kühne in seiner »*Untersuchung über elektrische Vorgänge im Sehorgan*«, also auf objectivem Wege, zu folgendor Ansicht kommt: ». . . Wir sehen den Abschluss der Belouchtung durch eine letzte negative Schwankung im Opticusstamme angezeigt, die für nichts Anderes zu nehmen ist, als für eine abermalige, den Nerven durchlaufende Erregung, als eine von einem Reiz bedingte Schwankungswelle, und wenn der Phototonus ein Zeichen des thätigen Zustandes der Opticusfaser ist, so kommt man zu dem merkwürdigen Schluss, dass Lichtentziehung grössore Effecte zum Centralorgan befördere und intensivero Empfindungen auslösen könne als anhaltendes Einfallen desselben Lichtes ins Auge«.

sogar.[34]) Für jene kommt es darauf an, vom Licht oder zum Licht — damit oft dem Futter zu — gerichtet zu werden (eine Menge Protozoen, Spongienlarven, Cölenteraten, Echinodermen, Tunicaten, Vermidier, Würmer, Arthropoden, zumal viele Larven) oder vom Licht unter Sand oder schützende Erde gezwungen zu werden (z. B. Regenwürmer, Amphioxus) oder auf Beschattung in ihr Gehäuse zurückzufahren (Röhrenwürmer, Schnecken) oder die Schalen zu schliessen (Muscheln[35]) oder die Stacheln gegen das beschattende Object zu richten (Seeigel) u. s. w.

Ad III. Die Specifität der Photoren.

„ . . . Car la première condition pour voir est que le nerf optique ait une sensibilité spécifique pour la lumière et ne soit pas un nerf du toucher, mais que la sensation de lumière lui soit de même propre comme les sensations du toucher, de la douleur etc. sont les qualités des autres nerfs."

„Je regarde comme une idee chimérique de croire qu'un nerf d'une sensibilite spécifique pourrait être remplacé par un autre comme s'il y avait une vue magnétique qui ne fût pas celle de l'oeil. Toutes ces rêveries superstitieuses sont suffisamment contredites, quand on étudie les apparats optiques composés, qui sont nécessaires à la vue des animaux inférieurs . .

„On voit par cela ce qui en est quand quelques auteurs affirment que le plus simple organe de la vue est la peau que l'œil se forme de la peau chez les animaux inférieurs. Tout cela me paraît inexact et extravagant". (Joh. Müller. 1831.)

Die Annahme eines menschlichen »*Sehens ohne Augen*« — wie eine Somnambule etwa mit der beliebten Magengrube hell und dunkel unterscheiden oder sogar einen Brief lesen sollte — das zur Blütezeit des Mesmerismus bis auf Joh. Müller gläubige Gemüther beschäftigte, war vielleicht ein nicht viel ärgerer Denkfehler, als die Annahme, dass ein Blutegel »*mit den Tastorganen*« oder ein Lancettfischchen »*mit der ganzen Haut*« photire.[36])

[34]) Ein solcher scheint die Ausstattung der Pilgermuschel (*Pecten*) mit einer Menge hochentwickelter, je etwa 2500 Retinastäbchen fassender Camera-Augen zu sein. Es wäre nicht uninteressant, durch vergleichende Versuche im Freien und in grossem Massstabe zu erfahren, wie sich solche Thiere geblendet im Kampf ums Dasein behaupten.

[35]) Auf eine hübsche Teleologie hat Nagel (1896) aufmerksam gemacht: Bei *Pholas dactylus* und anderen Siphoniaten bewirkt mässige Reizung z. B. des Sipho anfangs eine locale Contraction, der bei andauerndem oder sich steigerndem Reiz eine plötzliche intensive Verkürzung, nicht aber Schalenschluss folgt. (Diese Art der Reaction hat Dubois ausführlich graphisch studirt, aber nicht biologisch verfolgt.) Während nun viele andere Muscheln auf Belichtung oder Beschattung die Schalen schliessen, ist Pholas innerhalb ihres Steinloches meist schon geschützt, wenn nur der Sipho sich verkürzt oder bei stärkerer Contraction ganz im Bohrloch verschwindet.

[36]) Ranke, der mit seinen »*Uebergangsinnesorganen*« viel Verwirrung angerichtet hat, sagt (Die Augen des Blutegels. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXV, 1875): »Wir müssen an der Meinung festhalten, dass bei den niedersten Thieren, denen Sinnesorgane fehlen, das

Es spricht viel dafür, dass die von Loeb aufgedeckten Erscheinungen der thierischen Phototropien — die überraschende Aehnlichkeit mit den pflanzlichen aufweisen[37]) —

Gemeingefühl alle anderen Sinnesempfindungen ersetzt, dessen einfache Qualitäten bei dem selbstbewussten Menschen sich als das Gefühl der Lust und der Unlust charakterisiren. Aus diesem gleichsam neutralen Bildungsmateriale spaltet sich bei der fortschreitenden Entwicklung der animalen Gesammtheit eine specifische Sinnesempfindung nach der anderen, zunächst der Tastsinn ab. Während bei den niedersten Thierformen die ganze Körperoberfläche allen Sinnesreizen Einwirkung auf die Empfindungsnerven gestattet, wird die Möglichkeit der Reizperceptionen bei höheren animalen Organismen für einzelne Sinnesreize bald auf einzelne Abschnitte der Körperoberfläche etc. beschränkt . . . Es scheint mir, dass wir auch an uns selbst noch nachweisen können, dass die Trennung der einzelnen Sinnesempfindungen von einander doch keine so absolute ist, wie es die Lehre von den specifischen Energien, in aller Strenge durchgeführt, verlangt.«

Beispiele: »Jedermann kennt die eigenthümliche Empfindung bei sehr tiefen starken Tönen im Ohre, welche den Eindruck mechanischer Stösse und Erschütterungen machen; ganz analog rufen die höchsten Töne eine kitzelnde, schwirrende Empfindung im Ohre hervor . . . In den Geschmackempfindungen auch des erwachsenen Menschen mischen sich nicht nur Geruchswahrnehmungen, sondern auch Tast- und Temperaturempfindungen mit den Empfindungen der wahren Geschmacksapparate . . . Analoges lässt sich von Tast- und Temperatursinn aussagen und in den letzten Jahren hören wir nicht nur Kinder von rothen und gelben Klangempfindungen sprechen. Vielleicht klingt es darnach nicht mehr so unverständlich, wenn wir annehmen, dass die Gesichtsempfindungen des Blutegels, seinen Lebensbedingungen angepasst, noch etwas von einer Tastempfindung und Geschmacksempfindung an sich trägt.«

Man müsste einen eigenen Aufsatz schreiben, um einen solchen naturphilosophischen Rattenkönig aus unbewiesenen Prämissen und daraus abgeleiteten Annahmen, dergleichen noch allenthalben in der Literatur spukt, zu entwirren. Vor einem physiologisch-medicinisch gebildeten Publicum brauche ich die aus der menschlichen Sinnesphysiologie geholten Beispiele nicht zu discutiren; es fehlt da nur noch die Behauptung, dass unser Sehen etwas vom Schmerzempfinden hat, weil wir von grellem Licht unangenehm geblendet werden.

Man versuche, einem farbenblinden Menschen die Empfindung »Roth« beizubringen und frage sich dann, ob es möglich ist, zu ergründen, ob »die Gesichtsempfindung des Blutegels etwas von einer Tastempfindung an sich trägt« und welcher Art das »gleichsam neutrale Bildungsmaterial« des »Gemeingefühls« bei einem Protisten ist.

[37]) Dass viele sehende oder »augenlose« Thiere sich an der Lichtseite eines Behälters sammeln, andere an der Schattenseite, ist eine alte Erfahrung, am ältesten vielleicht ist die Beobachtung vom Fliegen der Motte ins Licht. Das Hauptverdienst Loeb's, der die Analyse der heliotropischen Erscheinungen angebahnt hat, ist, erkannt zu haben, dass die Richtung der Progressivbewegung der Thiere durch die Richtung der Lichtstrahlen bestimmt wird, so dass z. B. positiv phototrope Thiere sich zu einer Lichtquelle bewegen, auch wenn sie auf dem Wege von lichteren zu dunkleren Räumen und durch solche hindurch müssen. (Man vergleiche über diese und viele andere, sehr interessante und grundlegende Thatsachen: Der Heliotropismus der Thiere etc. Würzburg 1896).

Früher liess man die Motte aus Freude oder Eigensinn ins Licht fliegen. Loeb sagt: »Symmetrische Elemente der Körperoberfläche haben

zum grossen Theile ohne Vermittlung specifischer Sinnesapparate und oft überhaupt ohne wesentliche Vermittlung des Nervensystemes zu Stande kommen; man sprach aber auch von einem »*Lichtsinn*« »*augenloser Thiere*«, der nichts mit Phototropien zu thun haben, sondern an das Nervensystem und dessen Receptoren gebunden sein sollte, dabei aber doch nicht von specifischen lichtrecipirenden Elementen, sondern als eine Art Neben- oder Mitfunction von anderen — also »*Uebergang-*« oder »*Wechsel-*« — *Sinnesorganen* geleistet werden sollte; die Annahme solcher findet sich schon zu Anfang des XIX. Jahrhunderts bei französischen Zoologen; Treviranus lehrte in seiner Biologie (1822): »*Die Sinneswerkzeuge besitzen ausser der Empfänglichkeit, die jedem von ihnen ausschliesslich eigen ist, zugleich Receptivität für Nebeneindrücke und bei allen lässt sich eine Abstammung von dem Tastsinne bemerken.*« Ein sonst so klarer und speciell um die Kenntniss der Egelocellen hochverdienter Forscher wie Leydig sprach (1861) davon, »*dass die Blutegel mit ihren Augen das Licht* »*betasten*«, *ohne die Gegenstände selber unterscheiden zu können*«, Ranke meinte (1875), dass »*die Gesichtsempfindung der Blutegel noch etwas von einer Farbenempfindung und Geschmacksempfindung an sich trägt*«, Nüsslin (1877) stellte eine Hypothese auf, wonach die Langerhans'schen »*Fühlzellen an den Kopfflossen des Amphioxus Tast-, Licht- und Schallempfindung vermitteln sollten*«, Graber füllte (1884) ein dickes Buch mit — meist anthropomorphistisch gedeuteten — Beobachtungen über das »*Lichtgefühl*« oder die »*Lichtwahrnehmungen*« sehender, geblendeter und blinder Thiere »*durch die Haut*«. Willem konnte (1891) in einem skeptischen, aber nicht absprechenden Referat »Sur les perceptions dermatoptiques« an 40 Literaturnummern zu diesem Thema sammeln [38]) und etwa 40 Thierarten von Protozoen

---

gleiche Reizbarkeit, unsymmetrische verschiedene. Die dem oralen Pole näheren Elemente haben höhere oder entgegengesetzte Reizbarkeit wie die aboralen. Diese Umstände zwingen die Thiere, sich gegen eine Lichtquelle so zu orientiren, dass symmetrische Punkte der Körperoberfläche gleich intensive Reize erhalten; dadurch werden die Thiere zur Reizursache hin- oder von ihr fortgeführt . . .«

Positiv phototrope Thiere können in der Natur und experimentell in negativ phototrope umgewandelt werden.

Die Uebereinstimmung mit dem pflanzlichen Heliotropismus geht so weit, dass nicht nur phototrope Krümmungen wachsender, später erstarrender Theile — z. B. der Gehäuse bei manchen Röhrenwürmen — eintreten, sondern dass solche Krümmungen sogar ohne Wachsthum — wie bei gewissen, mit Gelenken versehenen Pflanzenorganen — zu Stande kommen, so bei dem Wurm *Spirographis Spallanzanii*, dessen Röhre biegsam ist.

[38]) Doch fehlt ihm eine der ältesten Aeusserungen über das vermeintliche »*Hautsehen*« der Thiere; in der Monographie über den *Proteus anguineus* von Configliachi und Rusconi (Pavia 1819) heisst es, nachdem Beobachtungen über die Lichtflucht der Regenwürmer besprochen

bis zu Vertebraten aufführen, die mit der »Haut« sehen sollten und Nagel sagte geradezu (1892): »*Lichtsinn endlich kann wohl mit dem Geruchsinne in einem Organe sich vereinigen. . . .*«

Geht man den Veranlassungen zu solchen Annahmen auf den Grund [39], so ergeben sich ihrer vorwiegend drei:

1. Das Dogma, dass »bei den niedersten Thierformen die ganze Körperoberfläche *allen* Sinnesreizen Einwirkung auf die Empfindungsnerven gestattet« (Ranke); oder wie Nagel (1896) sagt: »Wir sehen, dass gewisse einzellige Wesen ein überraschend feines Wahrnehmungsvermögen für Helligkeits-

---

wurden (»La luce è per essi uno stimolo molesto«): »Se questa illazione rispetto ai lombrichi sembrerà vera, noi ci lunsighiamo, che al lettore non parrà neppure al totto fuor di ragione il suppore, che anche il proteo possa sfugire la luce fino a che siasi ad essa abituato, non tanto per l'effeto che la luce medesima opera sopra i suoi occhi quanto per lo stimolo, che essa produce sopra la sua cute.«

[39]) Die Meinung von der besonderen Verwandtschaft des Tastens und Sehens — »Sehen ist Tasten aus der Ferne, vermittelt durch das Licht« — geht wohl bis auf griechische Philosophen zurück, die das Sehen durch eine Art Eindringen abgelöster Bildchen ins Auge oder durch Herausdringen eines Sehstoffes zu den Körpern erklären wollten. Noch Treviranus (1822) berichtet ernsthaft von einer Blinden, welche »nicht nur die Hauptfarben, sondern auch Varietäten einer und derselben Farbe« mit den Fingern unterschied, ja er sagt: »dass jede, dem Lichte zugängliche Nervenausbreitung empfänglich für die von sichtbaren Dingen zurückgeworfenen Strahlen sein und von diesen auf eine eigenthümliche Art gerührt werden könnte. Die zusammengesetzten Augen der Insecten sind im Wesentlichen nichts Anderes als ähnliche, nur mit einer durchsichtigen Oberhaut bedeckte Nervenpapillen, wie man sie an den Fingerspitzen und auf der Zunge des Menschen findet.«

Für meine Person finde ich die Seh- von der Tastempfindung ebenso total verschieden wie von irgend einer anderen Empfindung.

Das »Hautsehen« wird sogar für den Menschen noch immer behauptet. So erzählt Weir (The Dawn of Reason. New York 1899 [Senses in the lower animals]) von einem jungen Mann, der »*totally blind since birth, can differentiate between daylight and darkness*«. Er meint, dass hier, wie bei blinden Thieren (z. B. Höhlenbewohnern) »*continuous darkness has modified sensibility (sense of touche) to such an extent, that it has partially taken on the function of the useless organs — the eyes; these creatures see with their skins.*«

Bei den Receptionsorganen niederer Thiere scheint manchmal die ontogenetische Umwandlung von Tango- in Photoreceptoren direct beobachtbar zu sein — man darf aber nicht etwa glauben, dass damit das dynamische Problem der Photoreception (durch den „allmäligen Uebergang") aufgeklärt wird; functionell bleibt der Sprung.

Whitman (Mehrere Arbeiten von 1884—1893) leitet die Ocellen der *Hirudineen* von segmentalen, epidermalen Sinnesknospen ab, die er für Tastorgane hält; beide entwickeln sich beim Embryo aus localen Verdickungen der Epidermis und ihre charakteristischen Elemente unterscheiden sich erst, wenn die Ocellen das Pigment erhalten. Nach Apathy könnten die Ocellen Aequivalente von mehreren modificirten »Tastkegelchen« sein; nach Hesse handelt es sich vielleicht eher um Chemoreceptoren; deren Zellen sowohl als die der Ocellen würden aus ursprünglichen Epidermiszellen hervorgehen.

wechsel besitzen und wissen andererseits, dass diese Zellen auch für die Wirkung mechanischer, chemischer und thermischer Reize empfänglich sind. Warum sollte eine derartige Mehrheit der Function nicht auch für gewisse Sinneszellen möglich sein?«

2. Die Annahme, dass relativ rasche Reizbeantwortungen nur durch Sinnesorgane und Nervensystem vermittelt, also blos als Reflexe (— nicht auch als Antitypien —) aufgefasst werden können. So sagt Nagel: »Wenn eine Pflanze sich im Laufe von Wochen, Tagen oder Stunden langsam gegen das Licht krümmt, unter dem Einflusse des Lichtes ihre Blattstellung oder Färbung ändert, so sind das Reactionen, die mit den urplötzlich, fast momentan eintretenden Reactionsbewegungen, mit welchen gewisse augenlose Thiere auf eine Helligkeitsschwankung antworten, nicht in eine Reihe zu stellen sind. . . .« Er hat übrigens hinzugefügt: »Ganz scharf sind natürlich die Grenzen nicht. . . .«

3. Das Vorurtheil, dass in allen Fällen, wo bis jetzt keine »Augen« bekannt oder die bekannten entfernt worden sind und doch Lichtreactionen zu beobachten waren, auch in Zukunft »keine specifischen Organe des Lichtsinnes« gefunden werden könnten.

Ad 1. Der Protozoenleib kein Universalsinnesorgan.

»Die freilebende Einzelzelle kann doch auch als ganzes Thier aufgefasst werden, das auf die Reize der Aussenwelt mit Antitypien antwortet, die genau so analysirt werden müssen, wie die Reflexe mehrzelliger Thiere. Zu einer solchen physiologischen Analyse siud aber zunächst die Einzelligen das ungeeignetste Objeet.« . . . (Uexküll. 1896.)

Ganz willkürlich wird oft als eine Art Axiom hingestellt, dass bei den niedersten Thierformen »die ganze Körperoberfläche allen Sinnesreizen Einwirkung auf die Empfindungsnerven gestattet« (Ranke). »Da das Protozoon nachweislich auf mehrere Arten von Sinnesreizen reagirt, ohne doch eigene Organe für die einzelnen Reizarten zu besitzen, stellt seine Oberfläche ein Universalsinnesorgan dar« (Nagel).

Aber eine Menge »niederster Thierformen« kann man belichten oder betönen, ohne überhaupt Reactionen zu beobachten; und wenn der Satz etwa nur von solchen Thieren gelten soll, die doch schon »Nerven« haben, so gibt es auch eine Menge minder niederer Thiere, die man belichten oder betönen [40]) kann, ohne Reactionen zu beobachten. Andererseits

[40]) Früher galt es als selbstverständlich, dass fast alle Thiere hören konnten; überall wurden Ohren, Otolithen, Otocysten beschrieben. Ich

kennt man bei Protozoen schon distincte, photorecipirende Stellen (z. B. bei Euglena).... Auch die Regenwurmhaut — ein viel grösseres Object — hat einmal als Universalsinnesorgan gegolten, und doch kennt man jetzt gesonderte Tango-, Chemo- und Photoreceptoren.

Aber gesetzt, es verhielte sich bei den Protozoen wirklich jener Annahme entsprechend, und es wären die Protozoen in allen ihren oberflächlichen Zelltheilen für die verschiedenen Reize empfänglich, wo liegt die Berechtigung zur Analogisirung, dass deshalb auch einer *Metazoensinneszelle* eine so weitgehende qualitative Mehrheit der Function zukommen müsse, wo auch nur der Schatten eines Beweises dafür, dass etwa ein und dieselbe benervte receptorische Zelle [41]) eines Blutegels oder eines Regenwurmes ausser Reactionen auf Belichtung gar Tast- und Geschmackempfindung vermitteln, oder dass eine Muschel mit (denselben Zellen) der Haut tasten, riechen, schmecken und sehen soll (*»vision dermatoptique«*)? Warum und wieso den niedersten Thieren — wie man so oft lesen muss — *»das Gemeingefühl alle anderen Sinnesempfindungen ersetzen soll«*, ist nicht einzusehen. Konnte Laura Bridgeman, in deren *»Gemeingefühl«* nichts

---

konnte in einer ausführlichen Untersuchung (Studien zur Statocystenfunction. I. Pflüger's Archiv. 1898, Bd. LXXIII) zeigen, dass für die Krebse, denen früher in der üblichen Uebertreibung ein besonders scharfes Gehör sogar zugeschrieben wurde, keine Thatsache vorliegt, die zur Annahme des Gehörsinnes nöthigen würde. Alles früher so Gedeutete liess sich ungezwungen dem Getast subsumiren.

Die Statocyste wurde früher als ausschliessliches Hörorgan, später als ein *»Wechselsinnesorgan«* (zugleich Hör- und statisches Organ) angesehen. Es liegt, wie ich zeigen konnte, bis jetzt keine Thatsache vor, die zu der Annahme zwänge, dass, selbst wenn die Statoreceptoren durch Schallwellen erregt würden, dem Thiere dann qualitativ andere Erregungen (»Hörempfindungen«) vermittelt und andere Regulationen ausgelöst würden als durch statische Aenderungen. Insofern schliesse ich mich Nagel an, der in einer von mir früher übersehenen Arbeit sagt: »Es ist gewiss nicht zutreffend, wenn man glaubt, mit dem Nachweis des Functionirens im Dienste des statischen Sinnes sei für die Statocysten ausgeschlossen, dass sie nebenher (oder als Hauptfunction?) zur Wahrnehmung von Erschütterungwellen dienen« (Sinnesphysiologische Untersuchungen an Cölenteraten. Pflüger's Archiv. 1894, Bd. LVII).

Den früher auch von mir gebrauchten Ausdruck *»statischer Sinn«* halte ich auf diesem Gebiete als zu subjectiv nicht mehr für correct.

[41]) Darum handelt es sich doch offenbar. Nagel sagt freilich (1894): *»Da keine Sinnesthätigkeit bei Aktinien existirt, welche nicht durch die Tentakel vermittelt werden könnte, sind dieselben sogar Universalsinnesorgane.«*

Wenn man aber bedenkt, dass dasselbe für die Regenwurmhaut behauptet wurde, in der doch jetzt mit grosser Wahrscheinlichkeit eigene Tango-, Chemo-, Photoreceptoren bekannt sind, so scheint eine solche Annahme auch für die Aktinienttentakel noch nicht ausgemacht. Wäre das grob Topographische gemeint, so wäre allerdings auch unser Kopf ein Universalsinnesorgan und es ist nicht undenkbar, dass ein sehr distanter Untersucher unseres Verhaltens zu dieser Anschauung käme.

von Gesicht, Gehör und Geruch war, leben, warum sollen es nicht auch niedere Thiere können, ja sogar mit noch weniger.

Wollen wir schon analogisirend vorgehen, so lässt sich sagen: Wie wir consequentester Weise unsere Welt als — im »Ich« der Individuen stärker zusammenhängenden — Empfindungscomplex auffassen müssen[42], so wird auch für die Thiere die Welt — je nach ihrem Empfindungsmass und -Ablauf — verschieden complex sein.

Wir haben aber keine Nöthigung und keine Berechtigung, niederen Thieren ohne nachweisbares associatives Gedächtniss überhaupt Empfindungen und Alles, was sich daraus aufbaut, überdies Lust, Unlust, Gemeingefühl u. s. w. zuzuschreiben. Mögen sie dergleichen haben oder nicht, es fördert uns vorläufig in der functionalistischen Kenntniss ihrer Thätigkeiten nicht, sie in psychischer Hinsicht anders als irgend einen uns neuartigen Apparat aufzufassen.

Wir werden dann ähnliche Irrthümer vermeiden, wie sie ein Bauer begehen müsste, der die rasende Locomotive durch ein darin verborgenes Pferd, oder ein Elektriker, der den Blitz durch einen schleudernden Gott erklären wollte.

Es ist durch nichts erwiesen, dass die ganze Zelle eines Protozoon in gleicher Weise gegen verschiedene Reize receptibel ist. Die Kleinheit dieser Organismen macht uns vorläufig sowohl die anatomische Auflösung in etwaige Organoide, als die physiologische Analyse der Antitypien sehr schwierig, meist sogar unmöglich. In einem der seltenen Fälle, wo nicht blos heliotropische Erscheinungen, sondern eine rasche Antitypie auf Beschattung (ähnlich einem Metazoenreflex) beobachtet wird — bei *Euglena* und auch bei *Paramecium* — findet sich gerade schon eine Localisirung der Lichtreizbarkeit auf bestimmte Zelltheile.[43]

---

[42] Mach, Die Analyse der Empfindungen. Jena 1900.

Vielen Naturforschern scheint es an erfahrungskritischer Gedankenzucht zu fehlen. Wie dürfte sonst in einem Vortrage vor einer berühmten naturforschenden Gesellschaft der Festredner sagen: »*Die Atome der Welt leuchten nicht, sie klingen nicht und haben keine Temperatur. Die ganze Welt ist dunkel, stumm und kalt. . . . Es sind die Naturwissenschaften nach der positiven Seite hin vollkommen geeignet, hinter unserer Sinnenwelt eine neue und unendliche Welt der Ideale zu eröffnen, die den tiefgehenden Bedürfnissen des menschlichen Gemüthes etc. etc.*« (Reichenbach, Allgemeines über Sinnesorgane.)

[43] Sogar Tangoreception findet sich bei Einzelligen schon localisirt. So fand Jennings (The behaviour of unicellular organisms. Biological lectures. Woods Holl 1899. Boston 1900) bei *Paramecium* die Antitypie des »*Zurückfahrens*«, wenn man mit einem Glashaar dem Vorderende nur nahe kam, während an anderen Stellen selbst Berührung keine Antitypie bewirkte.

Gesetzt aber, es verhielte sich in der Regel anders und es wären Analogien zum Verhalten der Metazoen erlaubt, so liegt doch nicht die geringste Berechtigung vor, diesen universale (nicht specifische) Functionen von Sinnesorganen und Nervenleitungen zuzuschreiben, dergleichen bei den Protozoen gar nicht existiren. Wenn wir denkökonomisch verfahren wollen, müssen wir vielmehr Antitypien (Reizbeantwortungen auf plasmatischem Wege ohne Vermittlung differenzirter Zellen) auch bei manchen Metazoen annehmen.

Darin, dass Protozoen durch Belichtung, Erwärmung, Berührung, Beströmung, Besalzung etc. zu Bewegungen veranlasst werden, liegt kein Argument dafür, dass ein und dasselbe Metazoen-Sinnesorgan durch solche — für uns verschiedene — Reize angesprochen, nun auch Licht-, Wärme-, Tast-, Elektricitäts-, Geschmacksempfindung, respective Reception leisten soll; wir haben vorläufig keinen Grund, in solchen Fällen qualitativ verschiedene Erregungen anzunehmen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass, wie ein Muskel oder etwa wie unser Auge, so auch ein Egel-Ocell durch Berührung (Schlag, Stoss, Druck etc.) oder durch Wärme oder Besalzung gereizt werden kann, dass aber dann in dem N. opticus eine qualitativ andere Erregung abläuft, als bei Belichtungsänderungen ist durch nichts erwiesen[44]) und es drängt auch vorläufig nichts zur Annahme einer solchen — man weiss nicht ob teleologischen oder dysteleologischen — Hypothese.

Bei den Flagellaten mit zwei Geisseln ist die Fähigkeit der positiven Thigmotaxis streng localisirt; sie kommt der »Schleppgeissel« in hohem Masse zu, während sie am Zellkörper nicht zu beobachten ist. (Pütter, Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Archiv für Physiologie. 1900.)

In der zweiten Auflage seines vortrefflichen Lehrbuches der vergleichenden Anatomie (Protozoa, 1901) sagt Lang: »*Was die Function der Stigmata*« — ich nenne sie Ocelloide — »*anbetrifft, so ist zweifellos, dass sie der Sitz einer gegenüber dem übrigen Zellenleib erhöhten Lichtempfindlichkeit sind . . . vielleicht dienen sie gleichzeitig auch zur Wärmeempfindung.*« Demgegenüber ist zu erinnern, dass wir naturwissenschaftlicher Weise überhaupt keine Berechtigung haben bei Protozoen von Empfindung zu reden und dass bisher speciell keine Thatsache für die Annahme jener Doppelfunction vorliegt.

[44]) Wenn hier gar subjectivirt und behauptet wurde (1875), »*dass die Gesichtsempfindung des Blutegels*« — ich bleibe der Einfachheit halber bei diesem Beispiel, es liesse sich auch der ganze »*dermatoptische*« Spuk anführen — »*noch etwas von einer Tast- und Geschmacksempfindung trage*«, so lag darin ein entschiedener Rückschritt gegen Leuckart und Bergmann, die schon 1855 schrieben: ». . . Wir würden nicht im Stande sein, zu widerlegen, dass bei irgend einer Thierclasse die Wahrnehmung von Licht und Farben so verschieden von der unserigen wäre, wie etwa bei uns Gesichts- und Gehörsempfindung verschieden ist. Praktisch wichtiger sind die Untersuchungen über die Grenzen, innerhalb welcher die Thiere mittelst ihrer Sinneswerkzeuge die Aussenwelt zu erkennen vermögen . . .«

Ad. 2. *a*) Die Möglichkeit directer Licht-Muskel-reizbarkeit.

»Warum soll es nicht auch Muskelfasern geben, welche durch Licht direct erregbar sind? Es ist doch kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass alle Muskeln sich genau wie die des Froschschenkels verhalten müssen. . . . .« (Loeb. 1899.)

Wenn bei einem Thier, bei dem keine specifischen Photoren bekannt oder die bekannten entfernt sind, Bewegungen relativ rasch durch Belichtungsänderungen ausgelöst werden, so ist daran zu denken, dass diese auf Muskelelemente direct reizend wirken können. Einen Anhalt für diese Annahme gibt die von Arnold, Budge, Brown-Séquard und Steinach studirte directe Lichtreizbarkeit der Irismuskeln bei Fischen und Amphibien.[45])

Die grosse principielle Bedeutung der Frage rechtfertigt ein näheres Eingehen. Magnus hat die directe Licht-Erregbarkeit der pigmentirten Sphinkterfasern bestritten, weil die Vergiftung mit Atropin, welches die motorischen Nervenendigungen lähmt, den Reflex aufhebt. Dagegen ist — wie ich einer sehr freundlichen, noch nicht publicirten Mittheilung von Dr. E. Guth, der unter Steinach's Leitung gearbeitet hat, entnehme — Folgendes zu bemerken: Die Lichterregbarkeit ist nach Atropinisirung oft zu einer Zeit noch vorhanden, wo andere nervöse Apparate schon ausgeschaltet sind (Controle am Froschdarm). An Froschbulbis, welche bei 9—12° in dunkeln feuchten Kammern gehalten wurden, war nach 14 Tagen noch die Pupillencontraction auf Belichtung nachweisbar, während Erfahrungen über Reizbarkeit der Spinal- und Darm-Ganglienzellen lehren, dass diese Nervengebilde die Ausschaltung aus dem Stoffwechsel nur drei bis vier Tage functionsfähig überdauern, hingegen die Darmmusculatur ähnlich der der Irismusculatur 10—12 Tage direct reizbar bleibt. Endlich weisen durch Zerzupfung isolirte Gruppen von 10—15 Muskelfasern, an denen weiter keine histologischen Elemente nachweisbar waren, die Contraction auf Belichtung auf.

Prof. Steinach war ferner so freundlich, mir die Resultate einer Untersuchung mitzutheilen, bei der sich directe Licht-erregbarkeit der Cephalopoden-Chromatophoren-Muskeln herausgestellt hat. (Vorläufige Mittheilung. Lotos. 1900.) Der entscheidende Versuch besteht darin, dass ein frisch abgeschnittener *Octopus*-Arm für eine Viertel- bis halbe Stunde in eine Dunkelschale mit Seewasser gebracht wird. Nimmt man dann den Deckel ab, so beginnt die im Dunklen hell bis milchweiss gewordene

---

[45]) D'Arsonval (*La fibre musculaire est directement excitable par la lumière.* C. r. Soc. biol. 1891, III) stellte folgenden Versuch an: Belichtet man einen Froschmuskel mit Hilfe eines elektrischen Bogens, so bleibt er unbewegt. Führt man ihm Inductionsströme von Unter-Schwellen-Intensität zu und belichtet ausserdem, so entsteht ein leichtes »*tremblement des mucles*«; (citirt nach Dubois).

Armfläche sich zu bräunen — »*Wellenphänomen*« — nach wenigen Secunden ist der Arm braun; desto intensiver, je stärker das Licht war. Bei völligem Lichtabschluss wird der Arm in einigen Minuten wieder hell. Die Lichtbräunung kann mit Hilfe von Spalten und Schirmen localisirt werden; die stärker brechbaren Strahlen sind die wirksamen. Der Beweis dafür, dass es sich hier um directe Lichtwirkungen auf die Chromatophoren handelt, ist damit gegeben, dass sie auch zu einer Zeit noch eintreten, wenn die Function der gangliösen Elemente schon erloschen ist.

Die Chromatophorenmuskeln anastomosiren mit Muskelzügen der Haut und so kann durch Lichtwirkung mittelbar ohne Photoreception und überhaupt ohne Nervenübertragung eine Bewegung auch an mehr oder minder entfernter Stelle (*Antitypie*), z. B. Lösen der Saugnäpfe, sogar Locomotion des ganzen Thieres etc. zu Stande kommen.

Die musculöse Natur der Chromatophoren — deren active Beweglichkeit schon von Harting und Waldeyer angenommen worden war — wurde auch von Rabl nachgewiesen. (Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 1900, Bd. CIX, pag. 341—404.)

Früher wäre man in solchen Fällen rasch mit der Statuirung eines »*Lichtsinnes der Haut*« oder dergleichen zur Hand gewesen. Es ist einleuchtend, wie irrig solche Annahmen hätten sein können, und wie vorsichtig man mit der Behauptung von »Wechselsinnesorganen« in Fällen von Photoreception ohne bisher nachweisbare Photoren zu sein hat.

*

Besondere Verhältnisse — eine Art Combination von directer Licht-Muskelreizbarkeit und mittelbarem Reflex — liegen nach R. Dubois bei der Bohrmuschel, *Pholas dactylus*, vor, deren »*Vision dermatoptique*« folgendermassen erklärt wird [46]: Unter der Cuticula des Siphons liegt eine Schichte pigmentirten Epithels, welche sich proximal zu Muskelfasern fortsetzt (*Eléments myoépithéliaux*); dazwischen sollen Aufnahmorgane mit centripetalen Nerven liegen; das Ganze bildet ein »*Système avertisseur*«. Die Nerven brauchen blos für mecha-

[46]) Wörtlich pag. 76: »Lorsque la lumière exerce son action sur les éléments épithéliaus pigmentés, elle y détermine des modifications qui ont pour effet de provoquer la contraction des fibres contractiles avec lesquelles ils se continuent. Les éléments nerveus de la couche neuro-conjonctive sont ébranlés. Cet ébranlement nerveus est communiqué aux ganglions situés à la base du siphon; de ceus-ci part l'excitation réflexe qui met en mouvement les grands musclos longitudinaux.

. . . c'est l'irritabilité de la fibre contractile qui est mise en jeu avant la neurilité de la terminaison nerveuse périphérique La vision dermatoptique se produit donc ici par un véritable phénomène tactile se passant dans l'intérieur du tégument.« (Orthographie des Originals.)

nischen Reiz erregbar zu sein. Der Lichtreiz — auf den die Muschel mit Contraction des Sipho reagirt — bewirkt eine Contraction der Epithel-Muskelelemente, diese Contraction eine mechanische Reizung der Nerven (*Couche neuro-conjonctive)*, deren Erregung in der geläufigen Weise den Reflex der Siphocontraction auslöst.

Gesetzt, dies Alles verhielte sich so und es wären nicht doch etwa bei genauerer Untersuchung specifische Photoren auffindbar, deren Reizung in der geläufigen Weise Muskelcontractionsreflexe — die von Dubois sehr eingehend kymographisch studirt wurden — bewirkt, so ist in jener Erklärung doch nicht der geringste Anhaltspunkt für eine »Vision« zu erkennen.[47]) Dubois will seine »Erklärung« des Sehvorganges bis auf das Wirbelthierauge ausdehnen[48]), und glaubt damit Thomas von Aquino (*Ergo non debet poni alter sensus praeter tactum*) und sogar Aristoteles und Demokrit zu Ehren zu bringen (*Ἄνευ μεν γαρ ἁφῆς οὐδεμίαν ἐνδέχεται ἄλλην αἴσθησιν ἔχειν*) . . .

Aber in dem Thiere wird doch nach dieser Auffassung niemals Anderes signalisirt, als die Contraction des Muskelepithels, einerlei, wodurch diese bewirkt wurde; wie daraus qualitativ verschiedene Nervenerregungen (*Sensations tactiles, Vision, Odorat, Gustation*) entstehen sollen und innerhalb dieser wieder verschiedene Abstufungen — innerhalb der »*Vision*« z. B. Farbenempfindungen — geleistet werden sollen, ist nicht einzusehen. Dubois behauptet zwar, gestützt auf die Verschiedenheiten der vom Sipho geschriebenen Curven, »*que la sensation d'intensité lumineuse dépent de l'amplitude de la contraction dermatoptique du systeme avertisseur, tandisque la sensation chromatique résulte de la vitesse plus ou moins grande de cette contraction*«. Es ist einleuchtend, dass man derartige Thatsachen — selbst auf dem Boden der Dubois'schen Hypothese und ganz abgesehen von der viel wahrscheinlicheren Annahme von Phot-Antitypien oder eines Photirens mit specifischen Photoreceptoren — auf einfachere Weise erklären kann, so dass es sich hier nicht lohnt, auf die Annahme dieser (anatomisch sehr mangelhaft studirten) Art von Wechselsinnesorganen näher einzugehen.

---

[47]) Vielleicht nicht einmal für Photoreception — wenn man vorsichtiger sein wollte, als der Autor. Dieser geht aber so weit, von einem Organ zu sprechen »tel que l'œil réduit à son état primitif, originel, tégumentaire, chez un animal adulte non seulement capable de voir par la peau, mais encore susceptible d'écrire lui-même ses impressions lumineuses ou chromatiques . . . Il voit, imparfaitement, il est vrai, mais il voit par toute la surface libre du manteau et particulièrement du siphon, seule partie de l'animal, qui puisse sortir de sa prison pour veiller sur ce qui se passe au dehors.«

[48]) »Il se passe donc dans la profondeur de la peau du siphon de la Pholade un phénomène tactile d'une nature particulière, qui provoque des réactions analogues à celles auxquelles on a donné le nom de phosphènes.«

Ad 2 *b*). Die Möglichkeit rascher Lichtreiz-Antitypien.

Loeb zog den Schluss, »dass die Orientirung der Thiere gegen das Licht unmöglich auf Eigenschaften beruhen könne, welche nur dem Auge und nur dem Gehirne zukommen, da Pflanzen ja derartige Organe gar nicht besitzen. Vielmehr müsse die Lichtempfindlichkeit der Augen darauf beruhen, dass sie einen Umstand mit den heliotropischen Pflanzen gemeinsam haben, nämlich Elemente, die unter dem Einfluss des Lichtes eine Veränderung erleiden. Im Uebrigen aber brauchen diese Elemente bei den verschiedenen Organismen weder morphologisch noch chemisch identisch zu sein«.

Versuche an Medusen, Ascidien[49]), entmarkten Froschlarven, sogar Hunden[50]) haben es wahrscheinlich gemacht, dass nicht ausschliesslich dem Nervensystem die Fähigkeit der Erregungsleitung und Uebertragung zukommt, wenngleich dieses oft leichtere Erregbarkeit, bessere und schnellere Leitung vermittelt u. s. w., und oft die einzige protoplasmatische Verbindung zwischen Receptoren und Effectoren darstellt (vgl.: Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie). Darnach könnte auch ein etwa durch den Lichtreiz gesetzter Erregungsvorgang ohne Passage des Nervensystems zu Muskelcontractionen — Antitypien (z. B. anscheinenden Belichtungsreflexen) — an entfernterStelle führen. Fortleitung der Erregung von Muskel zu Muskel ist ja auch bei Herz und Ureter bekannt.

Einen wirklichen Lichtsinn der Haut — also benervte Wechselsinnesorgane — „sollte man nach Nagel dort annehmen, »*wo ein augenloses Thier unmittelbar auf einen Wechsel der Helligkeit durch eine plötzliche Reactionsbewegung antwortet* . .« Als typische Beispiele führte er 1896 mehrere Seeigel, Seescheiden, Aktinien, Muscheln und Röhrenwürmer, Regenwürmer und Lancettfischchen, auch Schnecken (nach Abschneidung der Fühlerenden) an.[51])

---

[49]) Loeb hat gezeigt, dass auch »enthirnte« Ascidien auf Tastreize z. B. fallende Tropfen, mit Contraction der oralen Ringmuskeln antworten. Castle (Bull. Mus. Comp. Zool. 1896, XXVII) hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei *Ciona intestinalis* Belichtung ein wesentlicher Reiz für die Auswerfung der Genitalproducte ist (Zusammenhang mit Tagesanbruch?). Es wäre interessant, zu versuchen, ob auch dies nach Ausschaltung des Ganglions noch geschieht. Die Deutung der Ocellen ist noch nicht sicher.

[50]) Schaper beobachtete, dass Froschlarven ohne Hirn und Rückenmark — sieben Tage lang — sich bewegten.

Goltz und Ewald beobachteten normale Entleerung der Blase und des Mastdarmes bei Hunden, denen das ganze Rückenmark bis zum Halstheil entfernt war.

[51]) Wie ich einer freundlichen brieflichen Mittheilung Prof. Nagel's entnehme, hält er seit den Untersuchungen Hesse's, durch welche eigene Photirorgane bei den Regenwürmern und beim Amphioxus sehr wahrscheinlich gemacht wurden, diese Beispiele für die Hypothese der Wechselsinnesorgane selbst nicht mehr aufrecht.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass bei einer Reihe dieser Thiere specifische Photoren noch gefunden werden könnten. Wenn auch eine »geblendete« Schnecke sich auf Beschattung noch zurückzieht, so ist heutzutage — abgesehen von der Möglichkeit ähnlicher Phot-Antitypien, wie sie bei anderen Mollusken (Cephalopoden) von der Haut her ausgelöst werden können — daran zu denken, dass ausser den Fühleraugen noch eine Menge von Photirzellen in der Haut vorkommen könnten, die jene Erscheinung befriedigend erklären würden; so kennt man ja auch bei Blutegeln jetzt ausser den relativ hoch entwickelten Ocellen zahlreiche pigmentlose, über den ganzen Körper verstreute, benervte Photirzellen u. s. w.

Aber gesetzt, es würde auch die vervollkommnetste anatomische Untersuchung keinen Anhaltspunkt für die Existenz specifischer Photoren bei solchen Thieren ergeben, so bliebe für viele immer noch die einfachere Erklärung durch rasche Antitypien (Reizbeantwortungen ohne Vermittlung des Nervensystems) übrig. Mit anderen Worten, diese Erscheinungen wären überhaupt nicht als nervöse Photoreception aufzufassen, weder einem specifischen, noch weniger einem Wechselsinnesorgan zuzuweisen, sondern dem Gebiete der Phototropien anzureihen, so lange nicht neue Thatsachen bekannt werden, die diese Auffassung unmöglich machen.[52])

Ad. 3. Die Möglichkeit der Auffindung specifischer Photoren.

„Wie es gemeine Schwefelhölzchen gibt, die an jedem rauhen Gegenstand sich entzünden und schwedische, die nur auf der eigenen Reibfläche Feuer fangen, so gibt es Sinnesorgane, die auf sehr specielle Reize, z. B. Farben eingestellt sind und andere, die auf den allgemeinen Reiz der Intensitäts-Ab- und Zunahme gleichgiltig welcher Farbe, antworten — der Effect ist stets Nervenerregung, wie beim Zündhölzchen brennendes Holz. Was hiebei in Brand gesteckt wird, ist davon abhängig, mit welchem Gegenstande das Zündhölzchen in Berührung kommt — ebenso wird die Frage nach dem Effecte der Nervenerregung durch das Studium der anatomischen Verbindungen am besten gelöst werden. (Nach Uexküll. 1897.)

Wenn ein Taschenspieler aus einem Glase eine Karte spaziren lässt, die anscheinend an nichts befestigt ist, so werden wir mit der Annahme kaum fehl gehen, dass sie eben doch an etwas befestigt ist. Machte die Natur Lichtreactionen bei augenlosen Thieren vor, so war die nächstliegende An-

[52]) Es ist beachtenswerth, dass in letzter Zeit reizleitende Structuren bei Pflanzen beschrieben wurden. Strindberg will solche gefunden haben und Nemec hat kürzlich (Biologisches Centralblatt. 1900, Bd. XX, Nr. 11) reizleitende Structuren im Cytoplasma einiger Gefässpflanzen beschrieben, die er geradezu mit den Apathy'schen Elementar-Neurofibrillen in Parallele bringt. Wenn sich diese Befunde und daran anknüpfende Versuchsresultate bestätigen, könnte die Auffassung mancher heliotropischer Erscheinungen möglicher Weise einige Abänderungen erfahren. (Ausführliche Mittheilung: Jena 1901.)

nahme, dass eben doch photorecipirende Elemente vorhanden sein würden; trotzdem wurde auf *Wechselsinnesorgane*, zumeist auf die Haut, recurrirt, sobald bei Thieren, die nicht nur vom Gesammtprotoplasma vermittelte Licht-Beeinflussbarkeit, sondern relativ rasche Lichtreflexe aufwiesen, doch keine »*Augen*« nachweisbar waren.

Hier gab es aber den viel weniger mit unseren sonstigen Erfahrungen contrastirenden Ausweg, anzunehmen, dass bei solchen Thieren, wenn auch keine Augen, doch specifische Photoren primitiverer, vielleicht pigmentloser Art vorhanden sein könnten, die wir nur noch nicht zu erkennen vermochten.

Eine Menge solcher Photoren, die früher unbekannt waren, ist nun wirklich, trotz Pigmentlosigkeit gefunden worden und das Gebiet der Thatsachen wird immer enger, zu deren Erklärung bisher Organe angenommen wurden, bei denen — präcise gesprochen — verschiedene Arten der Reizung ein und derselben receptorischen Zelle und ableitenden Primitivfibrille hätten ausser Geschmack, Geruch-Getast, Gehör, auch Gesicht vermitteln sollen. [53])

Wenn früher oft von einem »Sehen ohne Augen« gesprochen wurde, so dürfte der Titel entsprechender Darstellungen in Zukunft weniger mystisch-effectvoll, aber naturwissenschaftlich klarer lauten: Photiren mit Photoren.

Es würde zu weit führen, hier die ganze Frage von der specifischen Energie der Sinnesorgane aufzurollen.

Niemand Geringerer als Hering hat sich kürzlich dafür ausgesprochen [54]), dass »*in einem und demselben Netzhaut-*

---

[53]) Nagel sagt (1896) in einer Definition der »*Augen*« (das heisst Photoren): »*Das Einzige, was stets wiederkehrt, ist der Sehnerv, der aber an und für sich durch nichts sich als Sehnerv verräth, da er sich von anderen Nerven nicht unterscheidet.*«

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass technische Fortschritte in nicht zu ferner Zukunft ermöglichen werden, die Neurofibrillen verschiedener Receptoren zu unterscheiden, wozu in Apathy's grundlegenden Arbeiten (1897) schon Ansätze vorliegen, ja für die *Hirudineen*-Photirzellnerven schon der Anfang gemacht ist. Es ist hier z. B. möglich, sicher zu controliren, dass die Anzahl der Neurofibrillen im Opticus genau der Zahl der Photirzellen im Ocell entspricht und die optischen Primitivfibrillen sind jede gesondert bis in den Schlundring — z. B. von taugoreceptorischen oder chemoreceptorischen Nerven distinguirbar — zu verfolgen.

[54]) Zur Theorie der Nerventhätigkeit. Leipzig. 1899.

In einer Kritik der Hirnrindencentren-Localisationslehre kommt Hauptmann (1894) zu dem Schluss: »*Die Lehre von den ‚specifischen Sinnesenergien' ist unhaltbar.*« Wenn er sagt »*das jede Zelle ein complexes System chemisch-physiologischer Processe — allerinnigster Bewirkungen der mannigfaltigsten Stoffcombinationen im kleinsten Raume* (Virchow) — *darstellt, welches einer in gewisse Grenzen eingeschlossenen Reihe von Verwandlungen unterliegt*«, *daher nicht der mindeste Grund bestehe, der Zelle eine einfache Leistung zuzuerkennen*«, so ist dagegen nichts einzuwenden. Es ist andererseits klar, dass, wenn wir uns bei der Festsetzung jener Grenzen streng von den

element durch Lichtstrahlen verschiedener Schwingungszahl auch verschiedene Processe veranlasst werden könnten . . .«; aber von dieser Ansicht ist es noch weit zu der Annahme, dass eine benervte Zelle zugleich Riech- und Sehorgan sein soll. Hering sagt auch nicht, dass er Joh. Müller's Lehre stürzen will, sondern blos »dass er ihr nicht nur beipflichten, sondern sie vielfach erweitert wissen möchte«.

Es ist klar, dass zu solchen Erweiterungen Erfahrungen aus der menschlichen Sinnesphysiologie Anlass geben könnten. Andererseits ist es von vorneherein nicht sehr plausibel, dass die Nervenorgane sehr primitiv organisirter Thiere ebenso vielerlei oder gar noch mehr leisten sollen, als die unserigen, dass etwa dort eine Neurofibrille, durch verschiedenartige Reize erregt, ganz heterogene »Qualitäten von Empfindung« vermitteln soll — bei der »*Dermatoptik*« etwa ausser Geschmack und Getast auch Gesicht — während bei uns durch verschiedenartige, Retina oder Opticus treffende Reize immer nur Empfindungen derselben optischen Eigenart ausgelöst werden.

Es wäre irrig, zu glauben, dass ein blinder Dogmencult, nicht einfach das Bedürfniss präciser, vordringender Fragestellung, der Wunsch nach Denkökonomie abhält, von der Lehre Joh. Müller's hier vorläufig noch nicht abzugehen.

Wer die Thatsachen dieses Gebietes überschaut und durchdenkt, wird zu der Einsicht kommen, dass bis jetzt noch keine zureichenden Gründe vorliegen, bei niederen Thieren in einer Primitivfibrille ausser einer bestimmten Art der Leistung noch andere qualitativ ganz verschiedene Erregungsvorgänge etc. anzunehmen.

Uexküll ist, wie ich in einer freundlichen brieflichen Mittheilung entnehme, der Ansicht, dass z. B. bei Seeigeln *(Diadematiden)* die Belichtung- und Beschattungreflexe ohne specifische Photoren ausgelöst werden. Es ist aber hierin nicht etwa eine Concession an die Wechselsinnesorgan-Hypothese zu erblicken; die bisher vorliegenden Thatsachen sind vielmehr mit der Annahme vereinbar, dass von den »purpur«-haltigen Epithelzellen der *Diadematiden*-Haut aus, wie durch Berührung, Besalzung etc., so auch durch Belichtung Erregungen der ableitenden Nerven zu Stande kommen, die aber nicht etwa verschiedene Qualitäten je nach der — für uns — verschiedenen Qualität der Reize aufweisen, vielmehr nur entsprechend ihrer Intensität und den Bahnenverbindungen im Nervensystem zu verschiedenen Effecten führen.

Thatsachen leiten lassen, bis jetzt kein Grund vorliegt, nicht einfachere Annahmen zu machen, als dass in einem receptorischen Element qualitativ so verschiedene Leistungen, wie z. B. »*Tast-, Geruch- und Gesichtsinn*« producirt werden sollen.

Ob es sich nun gerade bei den Seeigeln so verhält, ob doch nicht auch hier specifische photoreceptorische Zellen gefunden werden können, ist vielleicht noch zweifelhaft; aber im Allgemeinen werden wir gewiss vorsichtig thun, auch in Bezug auf Lichtreizung die Möglichkeit der Existenz solcher »*anelectiver*« [55]) Receptoren vorläufig bei manchen Thieren anzunehmen. Sie wären der gerade Gegensatz zu »*Wechselsinnesorganen*«.

Diese würden bei niederen Thieren eine bisher unerwiesene Complicirtheit geschiedener Functionen zu leisten haben, jene würden, verschiedenartige Reize zu gleichartiger Erregung umformend, der so grossen Einförmigkeit der Reflexe bei niederen Thieren entsprechen. »*Wechselsinnesorgane*« müssten so sehr primitiven Thieren trotz anatomischer Einfachheit und Gleichartigkeit qualitativ verschiedene »*Sinnes*«-Eindrücke leisten, etwa wie ein Metalldraht zugleich Wärme und Elektricität leiten, ausserdem als Glockenzug dienen und also ganz verschiedene Wirkungen am Ende herbeiführen könnte; »*Anelectoren*« würden auf Reize, die für complicirtere Wesen qualitativ trennbar sind, stets mit derselben Art von Erregung antworten, etwa wie ein elektrisches Läutwerk immer nur klingeln — nicht etwa Wärme und Druck verschieden signalisiren — würde, einerlei ob die Drahtenden im Taster durch Druck oder durch Wärme(-ausdehnung) zur Berührung gebracht wurden.

Der Haut als solcher ist vorläufig keine Photoreception zuzuschreiben, wie so lange geschah, weil in der Haut mancher Thiere Photoreceptoren liegen und weil solche

---

[55]) In der von Bethe, Uexküll und mir entworfenen objectivirenden Nomenclatur haben wir »anelective Receptoren« solche genannt, »*bei denen eine Reizauswahl nicht zu constatiren ist.*« Ob solche »diffuse Receptionsorgane« oder »Neurodermorgane« auch durch Belichtung erregbar sind, ob nicht etwa der Lichtreiz in Nervenerregung stets nur durch specifische, normaler Weise nichts Anderes leistende Photoreceptoren umgesetzt wird, ist wohl noch nicht ausgemacht.

Nagel selbst sagt (1896): »Es ist zuzugeben, dass, wenn wir mit unseren jetzigen Hilfsmitteln zuweilen an jenen Körpertheilen nur einerlei Art von Nervenendorganen feststellen können, die sich von einander in nichts unterscheiden, damit noch nicht gegeben ist, dass sie thatsächlich auch in jeder Hinsicht, auch hinsichtlich der Function untereinander gleich sein müssten. In Wahrheit sehen sich ja fast keine zwei Sinneszellen vollkommen gleich und welche Unterschiede wesentlich sind, welche unwesentlich, das zu entscheiden sind wir noch lange nicht in der Lage.«

Er hält aber die Annahme der Wechselsinnesorgane für die wahrscheinlichere. Ich meine, dass immer mehr von diesen sich in specifische Receptoren werden auflösen lassen, ein Rest wird vielleicht den anelectiven Receptoren verbleiben. Verschiedene »Sinne« als Leistung solcher anzunehmen, könnte erst dann am Platze sein, wenn es gelingen sollte, qualitativ verschiedene Erregungen im selben Nervenelement objectiv nachzuweisen.

und auch andere Thiere Phototropien oder Phot-Antitypien aufweisen oder weil in der Haut Aenderungen der Pigmentirung, therapeutische Wirkungen etc. durch Lichteinfluss beobachtet werden; es wäre höchste Zeit, dass die »*Dermatoptik*« (»*Vision dermatoptique, photodermatique, Somatoptik* etc.«) begraben würde und definitiv aus der Literatur verschwände. Was bisher unter diesem absonderlich unklaren und verwirrenden Stichwort geführt wurde, lässt sich vorläufig — wenn nicht zum Theile gar unter »Thermoreception oder Einfluss thermischer Reize« — einordnen: entweder unter

Licht-Muskelreizungen oder
Phot-Antitypien oder
Phototropien (Heliotropismus) oder
Photiren mit anelectiven oder specifischen Photoren.

Neue Erfahrungen über primitive Photoren.

„Das Auge der Wirbellosen ist ein Proteus im Vergleiche zum Auge der Wirbelthiere, ja letzteres könnte Jeden langweilen, der den Reichthum des ersteren kennen gelernt hat.“ (Exner. 1891.)

»Ein Grund für die Erscheinung, dass unsere Kenntnisse vom Sinnesleben der Thiere sehr fragmentarischer Natur sind, ist, dass wir zur Zeit bei der physiologischen Deutung von Sinnesapparaten uns nur selten auf Experimente stützen können und somit auf Schlussfolgerungen aus dem Bau angewiesen sind.“ (Hertwig. 1900.)

Als ich bei der Vorarbeit zu einer vergleichenden Anatomie und Physiologie der Sehorgane während eines längeren Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel das Verhalten vieler niederer Thiere gegen Lichtreize, den Bau ihrer Photoren und mit viel Kritik die Literatur dieses Gebietes studirte, war ich im Wesentlichen zu den hier auseinandergesetzten Anschauungen gekommen.

Die grösste Förderung und zumal eine beruhigende Bekräftigung meiner Auffassungen erfuhr ich aber, als ich mit des jungen Tübinger Zoologen Prof. Hesse's Arbeiten über »*Die Augen der Plathelminthen*« und über »*Die Sehorgane der Hirudineen*«, später auch mit dem Autor selbst bekannt wurde. Diese Arbeiten gingen, als von einem gewiegten Morpho-Histologen aus Grenacher's tüchtiger Schule herrührend, anatomisch weit über die mir — als Physiologen und auch schon wegen der Kürze der verfügbaren Zeit — erreichbaren Ziele hinaus, eröffneten neue Gesichtspunkte und machten mir viele eigene Bemühung auf diesem Gebiete überflüssig.

Es ist das besondere Verdienst Hesse's, durch seine über viele Thierclassen planmässig ausgedehnte Untersuchung einer vereinfachenden, natürlichen Auffassung der Probleme viele neue Stützen geschaffen zu haben. Seine gross angelegte, nach vielen Richtungen anregende und noch nicht abge-

schlossene Arbeit »Ueber die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren«[56]) die sich ebenso sehr durch Bewältigung eines umfangreichen Materiales als durch Verlässlichkeit der Befunde und Unbefangenheit der Deutungen auszeichnet, bedeutet einen Markstein in der Entwicklung unserer Kenntniss der primitiven Sehorgane.

Rühmend muss auch der Leistung des Klausenburger Histo-Zoologen Prof. Apathy's[57]) gedacht werden, dessen grundlegende Befunde und Anschauungen über die Bedeutung der Primitivfibrillen als leitende Elemente des Centralnervensystems wie für die Nerven-Anatomie und Physiologie überhaupt, so speciell für die Erforschung primitiver Photoren sich überaus fruchtbringend erwiesen, dessen werthvolle methodische Neuerungen manche der Hesse'schen und Anderer Funde erst ermöglichten oder noch bekräftigten.

Hesse's Resultate beanspruchen nicht nur speciell zoologisches, sondern ebenso sehr ein allgemein anatomisch-physiologisches Interesse, da sie — wenn nicht geradezu jetzt schon eine anatomische Diagnostik der Photoren ermöglichend, doch jedenfalls — werthvolle Bausteine zu einer künftigen allgemeinen Morphologie der lichtrecipirenden Zellen repräsentiren.

Der Wunsch, sie auch medicinischen Kreisen zugänglich zu machen, gab die nächste Veranlassung zu dem jetzt mitgetheilten Vortrage. Es ist schon deshalb und aus naheliegenden äusseren Gründen hier nicht etwa eine erschöpfende Darstellung der primitiven Photoren, die viel zu weit führen

---

[56]) Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. II. Die Augen der Plathelminthen. III. Die Sehorgane der Hirudineen. IV. Die Sehorgane des Amphioxus. V. Die Augen der polychäten Anneliden. VI. Die Augen einiger Mollusken. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. LXI—LXVIII. 1896—1900.

Wiewohl im Gesammttitel hier noch von »*Empfindung*« der Thiere die Rede ist und in den früheren Arbeiten von »*Augen*«, auch wo es sich nur um Photirorgane, Ocellen etc. handelt, so entnehme ich doch mehreren mündlichen und brieflichen Mittheilungen Prof. Hesse's, dass er den Werth unseres Nomenclaturprincipes anerkennt und speciell einige meiner Termini für die Sehorgane, die ich hier zum ersten Male gebrauche, in Zukunft anzuwenden denkt.

Sämmtliche hier reproducirte Abbildungen, bei denen keine andere Provenienz angegeben ist (mit Ausnahme der Fig. 6) sind den angeführten Arbeiten entnommen. Bei dem Vortrage konnte ich ausser eigenen Präparaten auch eine Anzahl solcher demonstriren, die mir Prof. Hesse aus seiner reichen Sammlung zu diesem Zwecke freundlich zur Verfügung stellte, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danke.

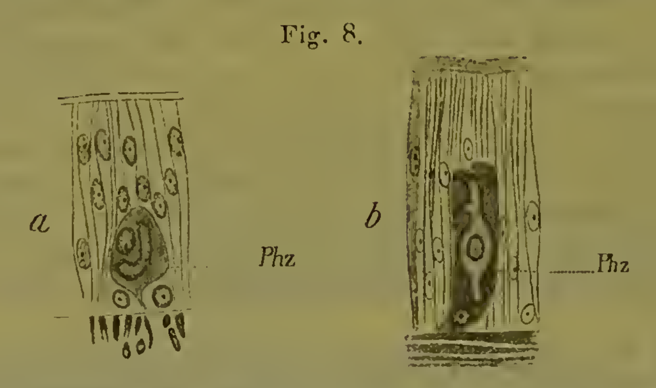
[57]) Apathy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen I. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. 1897. Bd. XII, pag. 495—748. — Ueber Neurofibrillen. International Congress Zoology Cambridge. 1898.

würde, zu erwarten, sondern nur eine gedrängte Uebersicht der wichtigsten Thatsachen, die vorwiegend an Würmern und Mollusken gefunden wurden, zwei Classen, bei denen fast alle in der Thierreihe überhaupt vorkommenden Photorentypen vertreten sind.

Pigmentlose Photirzellen und Photirzellgruppen bei Lumbriciden.

In der Epidermis von zehn Arten von Regenwürmern (*Lumbricus*, *Allolobophorus*, *Allurus*) fand Hesse Zellen, welche nicht bis zur Cuticula reichen, halb so hoch wie die übrigen Epithelzellen, aber bedeutend breiter sind und sich

Fig. 8.



a Photirzelle im Epithel von *Lumbricus castaneus*. (Vergr. 400 : 1.)
b Photirzelle im Epithel von *Lumbricus rubellus*. (Vergr. 400 : 1.)
Die hier dunkler dargestellten Photirzellen *(Phz)* sind in Wirklichkeit heller als die Epithelzellen.

durch helleres Plasma, grösseren, gerundeteren Kern und runde, gestreckte, gewundene oder verzweigte Binnenkörper — am Schnitte als Vacuolen erscheinend — von artkennzeichnender Form auszeichnen; diese liegen gewöhnlich in der Mitte, der Kern — oft basal — am Rande der Zelle, welche proximal in eine feine Nervenfaser übergeht, die oft eine Strecke weit in der Basis des Epithels verlaufend verfolgt werden kann.

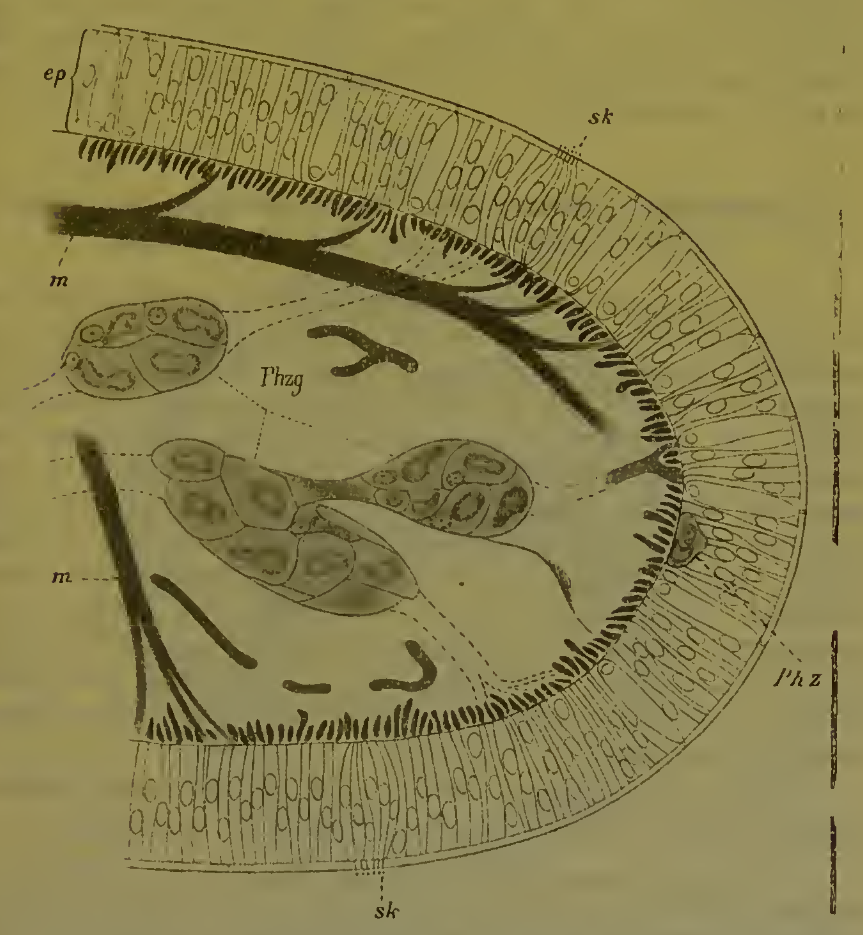
Am zahlreichsten werden die Photirzellen in der Oberlippe, viel spärlicher in den folgenden Segmenten gefunden; eine stärkere Anhäufung findet sich erst wieder am Schwanzende. Bei manchen Arten kommen sie auch haufenweise im Kopflappen, in der äusseren Zellhülle des oberen Schlundganglions vor u. s. w.

Dass die Regenwürmer durch Belichtung veranlasst werden, sich unter die Erde zurückzuziehen, gaben schon zu Anfang des XIX. Jahrhunderts Configliachi und Rusconi an. Später wurde diese Erscheinung von Hoffmeister,

Darwin, Graber, Loeb und Anderen weiter verfolgt. Hesse hielt Exemplare von *Lumbricus herculeus, Allolobophora arborea* und *rosea* in angefeuchteten Glasröhren, auf denen schwarze Röhrenblenden erschütterungsfrei verschiebbar waren, so dass verschiedene Theile der Thiere plötzlich dem diffusen Tageslicht ausgesetzt werden konnten: Belichtung des Vorder-



Fig. 9.



Längsschnitt durch die Oberlippe von *Allurus tetraëdrus*.
ep = Epithel, *sk* = Sinneskörper, *Phz* = Photirzelle, *Phzg* = Photirzellgruppen, *m* = Muskel.

endes bewirkte sofortigen Rückzug, Belichtung des Hinterendes etwas weniger rasche Vorziehung ins Dunkel. Röhrenversuche an abgeschnittenen Stücken ergaben, dass die Licht-Receptibilität über den ganzen Körper vertheilt ist, ein Maximum am Kopfende und ein minder hohes am Schwanzende hat. (Von biologischer Bedeutung ist wohl, dass das Licht durch Vermittlung der Photirzellen die Regenwürmer unter die Erde zwingt, sie würden auch sonst von vielen Tagthieren weggefressen werden; die Gruppen

am Hinterende können ihnen nützlich sein, wenn sie — beim Ablegen der Excremente — blos mit dem Schwanzende hervorkommen, um Erde auszuwerfen).

Anhaltspunkte dafür, jene Zellen für Photirzellen zu halten, liegen in der Aehnlichkeit ihres Baues mit theils ebenfalls pigmentlosen, theils von Pigmentbechern umschlossenen Photirzellen anderer Würmer, z. B. der Hirudineen und in der topischen Uebereinstimmung ihrer Vertheilung in der Haut mit den Resultaten der Beobachtung an lebenden Thieren, zumal der Ausfallversuche. [58])

Pigmentlose Photirzellen, Photirzellgruppen und Pigmentbecher-Ocellen der Hirudineen.

Die charakteristischen Elemente der Egel-Photoren sind die Photirzellen, welche einzeln oder gruppig, dann oft innerhalb eines Pigmentbechers, meist im Vorderende, bei manchen Arten *(Piscicola)* auch im Hinterende angetroffen werden. Sie enthalten eine im Leben gallertig homogene, hell glänzende, stark brechende Masse, welche am gehärteten Präparate als ein Vacuolengebilde, oft mit radiärgestreifter oder flammiger Randzone erscheint; vielleicht findet hier die Umsetzung des Lichtreizes in Nervenerregung statt. Ein intracelluläres, geschlossenes, die Vacuole und den Zellkern umspinnendes, niemals sie durchsetzendes Neurofibrillengitter lässt nach vertirtem *(Hirudiniden)* oder invertirtem Typus aus den Photirzellen Nervenfasern hervorgehen, welche zum Hirn verlaufen.

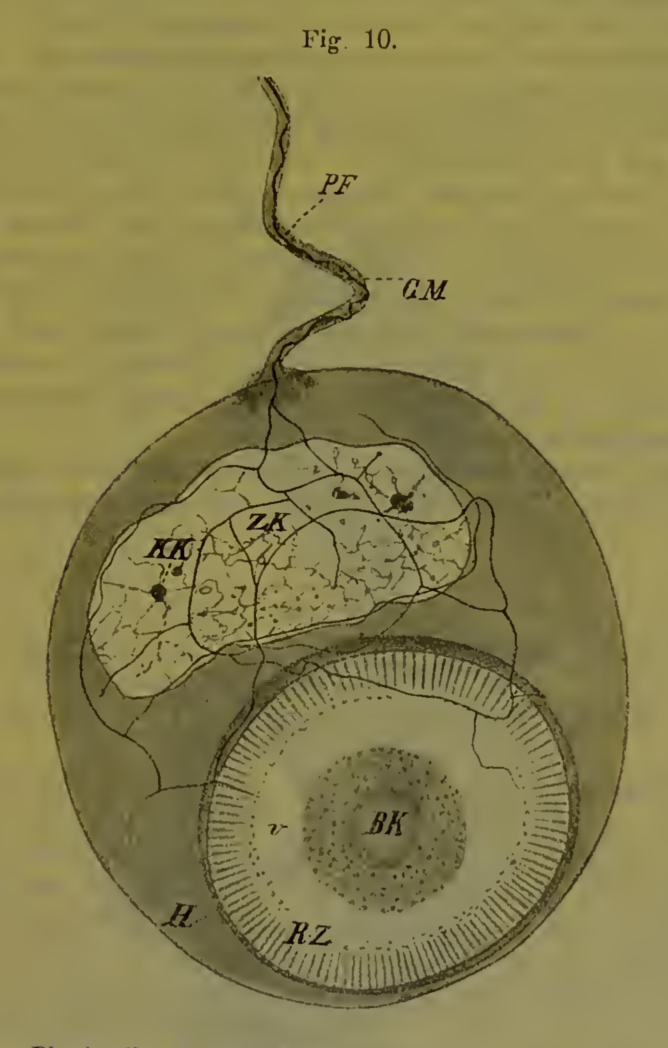
Die Photirzellgruppen werden oft von je einem Pigmentbecher, dessen Oeffnung distal gerichtet ist, umschlossen.

[58]) Nagel meinte (1894): Da der Regenwurm in seiner Haut zweifellos mechanischen, chemischen, thermischen und Lichtsinn besitzt und hiefür nur zweierlei Organe (einzelne Sinneszellen und Knospen — von wahrscheinlich gleicher Function —) vorhanden sind, sind diese jedenfalls Wechselsinnesorgane . . . Hesse hat sich der Mühe unterzogen, die Reizschwellen für Betupfung mit schwachen Chininlösungen an verschiedenen Körperstellen zu prüfen. Sie stimmte mit der durch Cerfontaine's und Langdon's Untersuchungen genau bekannten Verbreitung der Sinnesknospen über den Körper. Hingegen ergaben sich keine so ausgesprochenen Maxima an den Körperenden wie für die Lichtreizbarkeit, so dass auch bei solcher Betrachtung kein Anhaltspunkt für die Auffassung der Sinnesknospen als Wechselsinnesorgane bleibt. Der Reception mechanischer Reize dienen wahrscheinlich die seither von Smirnow entdeckten freien Nervenendigungen in der Epidermis. Die Auffindung der früher unbekannten Photirzellen der Regenwürmer (und des Amphioxus) muss sehr davor warnen, Thiere mit Photirfunction für photorlos zu erklären, weil man an ihnen bis jetzt keine Photoren gefunden — oft wohl nicht einmal zielbewusst gesucht — hat.

Einige Paradigmen.

Fig. 10 zeigt nach Apathy eine präocellare freie kugelige Photirzelle von *Pseudobranchellion*; solche finden sich

Fig. 10.



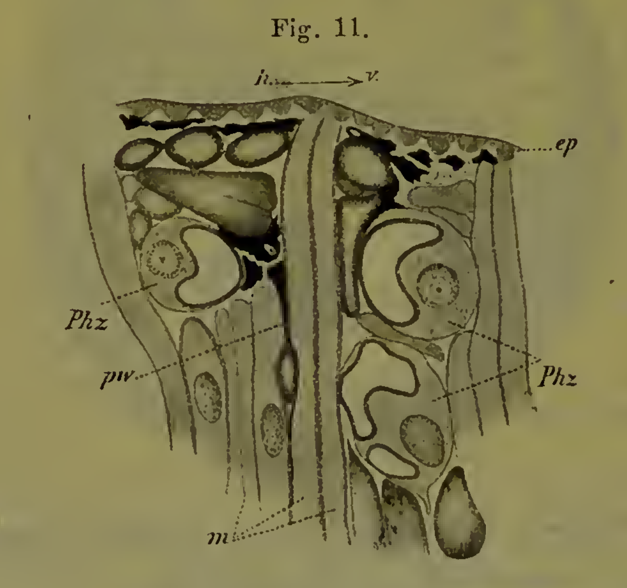
Pigmentlose Photirzelle aus der Kopfregion eines Egels *(Pseudobranchellion Margoi).* (Vergr. 1500 : 1.)
Nach Apathy (Hämateinpräparat).
v = Vacuole, *Bk* = Binnenkörper, *Rz* = Radiärzone, *H* = Homogene Grenzschichte, *Zk* = Zellkern, *Kk* = Kernkörperchen, *Pf* = Primitivfibrille, *Gm* = Gliamembran.

hier mehrfach in der Kopfregion, grosse in der Tiefe der Musculatur, kleine dicht subepidermal; im übrigen Körper sind sie spärlich. Vacuole und Kern occupiren den grössten Theil des dichten, feinkörnig-wabigen Zellkörpers. Jene wird mit scharfer Grenze von einer 3—4 μ breiten, radiär gestreiften Schicht ausgekleidet. Im Inneren umgibt eine körnige (Gerinnungs(?)-Zone) einen centralen (wohl auch

vital) festeren Binnenkörper. Der kuchige Zellkern wird von einer dünnen Membran umgrenzt, von einem maschigen Gerüst durchzogen, enthält ein kleines Kernkörperchen. Feine Fasern, deren letzte Ursprünge in Fig. 10 nicht eingezeichnet sind, bilden durch Verflechtung und Verlöthung an dreischenkeligen Knoten ohne Dickenzunahme ein — Kern und Vacuole umfassendes — Neurofibrillengitter (das vielleicht wie bei *Hirudo* ganz geschlossen ist), aus welchem — meist mit zwei Schenkeln — die leitende Primitivfibrille hervorgeht. Sie tritt an der Kern- (meist Epidermis-) Seite aus, erhält eine perifibrilläre Hülle mit feiner Grenzschicht („*Gliamembran*") deren parallele Contouren der Primitivfibrille nicht in ihren kleinwelligen Windungen folgen. Die optischen Primitivfibrillen sind durch Dicke und Tingirbarkeit meist noch im Nervenstamm distinguirbar, in dem sie zusammen mit den Epidermal-Zellnerven zu den Subösophagealganglien verlaufen.

Fig. 11 zeigt lose gruppirte Photirzellen aus dem Mundsaugnapf eines Zitterrochen-Egels; sie sind rundlich oder

Fig. 11.



Aus einem senkrechten Längsschnitt durch den Mundsaugnapf von *Branchellion torpedinis*. (Vergr. 300 : 1.)
ep = Epithel, *Phz* = Photirzellen, *pw* = Pigmentwand, *m* = Muskeln.

ovoid, enthalten eine oder mehrere grosse Vacuolen, deren dunkel färbbare Wandschicht sich scharf gegen das übrige helle, wabige Zellplasma absetzt. Die Photirzellen liegen hier dünnen, stellenweise unterbrochenen Pigmentwänden an. die senkrecht zur Körperoberfläche sich in das Muskelparenchym einsenken. An der vom Pigment abgewandten Seite geht die Primitivfibrille ab.

Besteht hier nur eine lose Beziehung der Photirzellen zu der Pigmentbeschirmung, so zeigt sich in den Pigmentbecher-Ocellen eine regelmässige Einlagerung der photorecipirenden Zellen in verschieden gestaltete Pigmentbecher, die also nur Licht bestimmter Einfallrichtungen zulassen.

Fig. 12 zeigt die Skizze eines Schnittes durch ein invertirtes Ocell von *Nephelis*; die Photirzellen liegen hier nicht

Fig. 12.



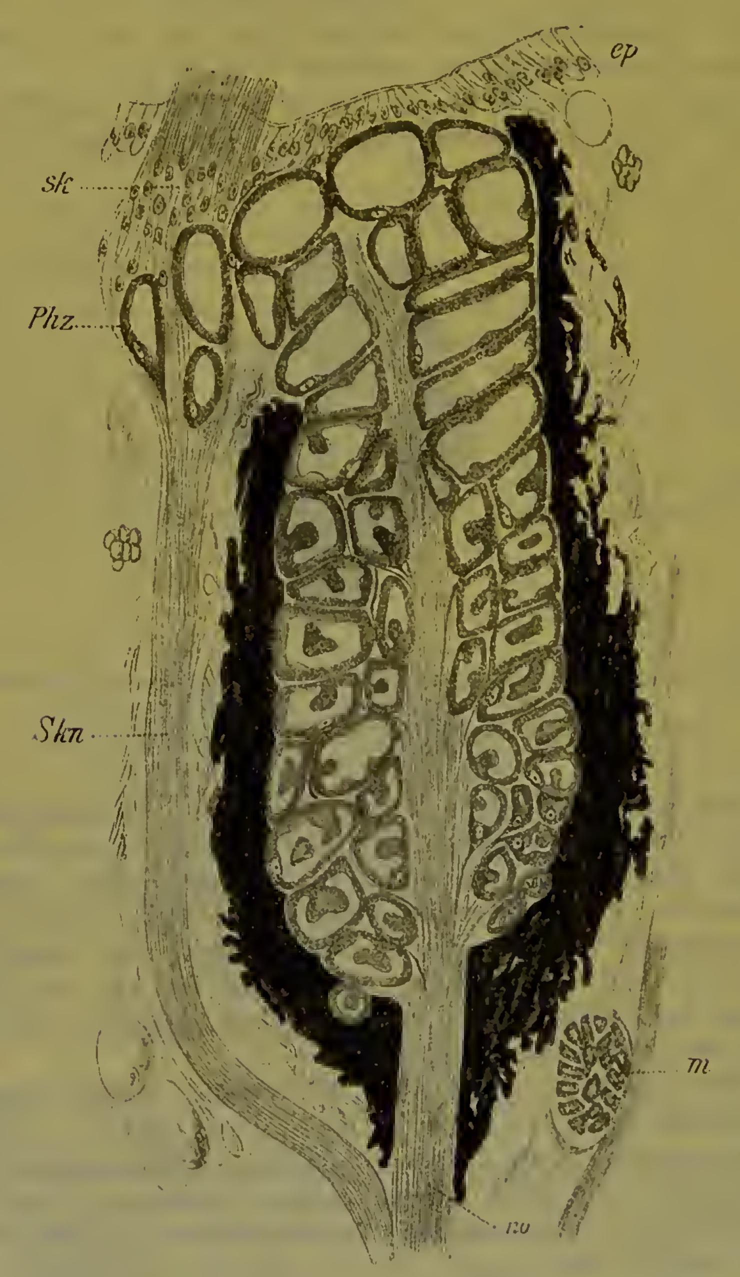
Schnitt durch ein nach vorne offenes Ocell von *Nephelis octoculata*. (Vergr. 700 : 1.)
Der N. opticus durchbricht den Pigmentbecher seitlich.

mehr wie bei primitiveren Typen (z. B. den *Rhynchobdelliden*-Ocellen) in einer Schicht, sondern sind in mehreren Lagen übereinander gepackt, und zwar derart, dass die Vacuolen der Pigmentwandung zugekehrt sind. Der N. opticus biegt entweder um den Rand des Bechers oder durchbohrt ihn (wie in Fig. 12) seitlich; manchmal ist hier ein Uebergang zu dem nicht rein invertirten Ocell gegeben, wie man es bei den *Hirudiniden* findet.

Bei diesem — vgl. Fig. 13, Schnitt durch eines der zehn Ocellen des medicinischen Blutegels — erfüllen zahlreiche grosse helle, stark brechende, kleinkernige Photirzellen einen mehr oder minder tiefen, schlanken, tief in die Kopfmusculatur eingesenkten Pigmentbecher, dessen Grund etwas seitlich oder axial der N. opticus durchbricht; der Nervenabgang im Ocell geschieht zum grossen Theil nach vertirtem Typus. Der Bau der lappen-, napf- und bohnenförmigen Vacuolen, welche das kernhaltige Plasma meist auf eine schmale Randschichte beschränken, ist nach Apathy ganz ähnlich dem von *Pseudobranchellion*. Prenant hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Radiärstreifung der Vacuolenwand — in Fig. 13 aus technischen Gründen zu

wenig deutlich — erst in den mittleren Zellen auftritt und vielleicht als Functionszeichen zu gelten hat. Es könnten

Fig. 13.



Schnitt durch ein Ocell von *Hirudo medicinalis* (aus mehreren Schnitten combinirt). (Vergr. 270 : 1.)
ep = Epithel, *m* = Muskel, *sk* = Sinnesknospe, *Skn* = Sinnesknospennerv, *Phz* = Photirzellen, *no* = N. opticus.

die obersten Photirzellen — ähnlich wie in der Haut die Epidermiszellen — fortwährend absterben, »vom Licht

verbrannt« und aus dem nachgeschobenen Bildungsmaterial in der Tiefe des Pigmentbechers ersetzt werden.

Ein kugeliges Neurofibrillengitter umspinnt Vacuole und Kern; die Gitterkugeln jeder Photirzelle sind rundum geschlossen, stehen aber durch dünne Neurofibrillen-Brücken miteinander in Verbindung. Aus jeder Zelle geht eine Primitivfibrille hervor, diese vereinigen sich zum optischen Nerven, mit dem sich nach dem Austritt aus dem Ocell der von der benachbarten »Sinnesknospe« (Chemo-Receptor?) kommende Nerv vereinigt. Doch bleiben die optischen Primitivfibrillen auch im gemeinsamen Stamm deutlich distinguirbar.

Die Versuche über die Function der Hirudineen-Ocellen sind noch zu mangelhaft, um ein abschliessendes Urtheil zu ermöglichen. Ausfallversuche stossen wegen der Gegenwart freier pigmentloser Photirzellen auf grosse Schwierigkeiten. Aus den anatomischen Thatsachen, auch aus der Analogie mit den Lumbriciden-Photirzellen und der Aehnlichkeit mit denen noch anderer Würmer geht mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass es sich hier um Photoren handelt und dass die Vacuolen die zunächst den Lichtreiz in Nervenerregung umsetzenden Gebilde sind, zumal bei gewissen Ocellen gerade diese Theile durch die Lage innerhalb des Pigmentbechers — die übrige Photirzelle ragt heraus — vor allseitiger Belichtung geschützt bleiben.

Invertirte Pigmentbecher-Ocellen der Plathelminthen (Plattwürmer).

Diesen Ocellen ist bei grosser Mannigfaltigkeit im Einzelnen fast durchwegs gemeinsam, dass Photirzellen, einzeln oder in Gruppen, von einem ein- oder mehrzelligen Pigmentbecher derart theilweise umfasst werden, dass gewisse, vermuthlich zunächst den Lichtreiz umsetzende Gebilde der Zellen (*Stiftchen, Stäbchen, Kolben etc.*) innerhalb des Bechers liegen und durch dessen Pigment vor allseitiger Belichtung geschützt sind, während andere Theile der Zellen mit den Fortsätzen zum Nervensystem, also nach invertirter Art, in der Becheröffnung oder vor dieser liegen.

Einige Paradigmen.

Bei *Planaria torva* — zwei Ocellen über dem Vorderrand des Hirns — werden von einem ellipsoiden Pigmentbecher drei parallele, zur Medianebene senkrechte Photirzellen an ihrem proximalen Theil umschlossen. Der Pigmentbecher wird von einer Zelle gebildet, welche mit Ausnahme der kern-

haltenden Stelle von dunkelbraunen Körnchen erfüllt ist. Der pigmentumschlossene Theil jeder Photirzelle ist durch einen

Fig. 14.



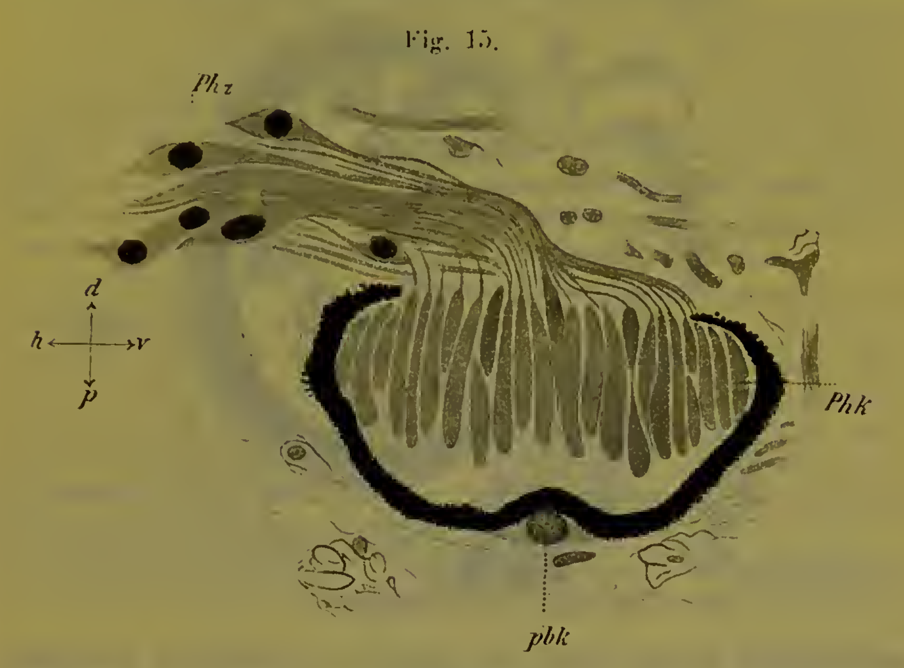
Schnitt durch ein Ocell von *Planaria torva*. (Vergr. 750 : 1.)
ep = Epithel, *pb* = Pigmentbecher, *Phz* = Photirzelle, *sti* = Stiftchensaum.

dunklen, fein quergestreiften Rand, einen palissadigen, frisch röthlichen, Stiftchensaum charakterisirt; die Stiftchen setzen sich in Fäserchen fort, bilden den fibrillären Zellleib, dieser schwillt ausserhalb des Pigmentbechers an, enthält da einen grossen ovalen Kern mit feinkörnigem Chromatin und Kernkörperchen und setzt sich distal in eine Nervenfaser fort; der aus drei solchen bestehende N. opticus biegt um den Unterrand des Pigmentbechers zum Hirn.

Bei *Dendrocoelum lacteum* ist der Pigmentbecher mit einer Menge flaschig-keuliger Gebilde (Photirkolben) gefüllt, deren dunkel färbbarer proximaler Rand bei starker Vergrösserung einen radiären, frisch hellrothen Stiftchensaum erkennen lässt, ähnlich wie bei *Planaria torva*. Die dünnen, etwas verfilzten Faserenden der Kolben gehen im Niveau der Becheröffnung umbiegend in Zellen über, welche nach unten und hinten langgestreckt oft bis hinter das Ocell, nahe ihrem Ende grosse Kerne enthalten, dann die zum Hirn verlaufenden Opticusfasern entsenden. Die im Wesentlichen analogen Theile wie im *Planaria torva*-Ocell sind hier weiter auseinandergezogen, was vielleicht mit der grösseren

Zahl der Photirelemente zusammenhängt, von denen hier blos die vielleicht zunächst lichtrecipirenden Theile, die Kolben, im Pigmentbecher Raum haben, während die Photirzellkerne bis hinter den Pigmentbecher zu liegen kommen.

Fig. 15.



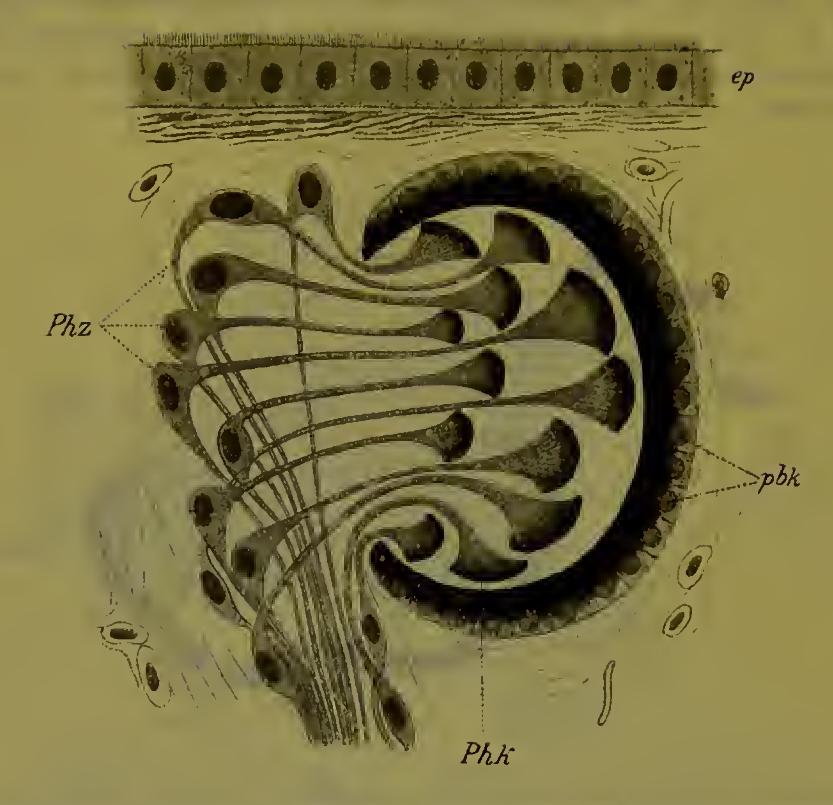
Schnitt durch ein Ocell von *Dendrocoelum lacteum*, parallel der Ocellachse. (Vergr. 750 : 1.)
pbk = Pigmentbecherzellkern, *Phk* = Photirkolben, *Phz* = Photirzellkerne.

Bei *Euplanaria gonocephala* umschliesst ein dickwandiger, vielzelliger Pigmentbecher an 150 bis 200 verschieden lange pistillkolbige, frisch röthliche Gebilde, deren Stiftchensäume büschelgarbig zu je einer Faser, dem Kolbenstiel, zusammentreten. Diese Stiele gehen, im Niveau der Becheröffnung etwas verfilzt, in die Körper der Photirzellen — früher oft als »*Ganglion opticum*« beschrieben — über, deren Fortsätze, zum Hirn zwischen Zellen und Kolben umbiegend, das — früher vielfach missverstandene — Fasergewirr an dieser Stelle noch vermehren. Manchmal ziehen noch Bindegewebsfasern und Muskeln hier durch.

Die hier gegebene Schilderung der Turbellarienocellen hat durch eine fast gleichzeitig mit der Hesse'schen und unabhängig davon erschienene werthvolle Arbeit von Jänichen[59]) Bestätigung in allen wesentlichen Punkten erhalten.

[59]) Beiträge zur Kenntniss des Turbellarienauges. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. LXII, pag. 250—288. 1897.

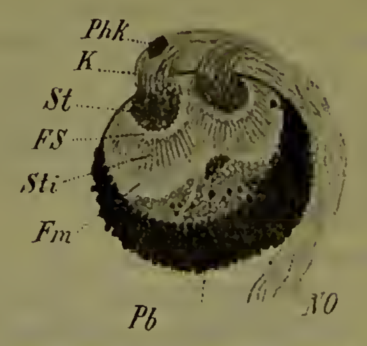
Fig. 16.



Schematisirter Schnitt durch das Ocell von *Euplanaria gonocephala.* (Vergr. 120 : 1.)
ep = Epithel, *pbk* = Pigmentbecher-Zellkerne, *Phk* = Photirkolben, *Phz* = Photirzellkerne.

Bei *Placocephalus kewensis* hat Graff in seinem hervorragenden monographischen Prachtwerk über die Land-

Fig. 17.



Flächenschnitt durch ein mehrkolbiges Kopfrandocell von *Placocephalus kewensis.* (Vergr. 1250 : 1.)
Pb = Pigmentbecher, *Fm* = Füllmasse, *Sti* = Stiftchen, *FS* = Faserschichte, *St* = Stäbchen, *K* = Kolben, *Phk* = Photirzellkern, *No* = N. opticus.
(Nach Graff.)

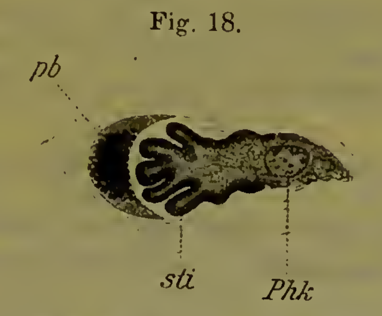
planarien [60]) einen vielleicht noch complicirteren, im Wesentlichen aber analogen Typus beschrieben. Eine gallertige Füllmasse umgibt die kugeligen Anschwellungen der ein bis acht Kolben, an denen bei starker Vergrösserung folgende Schichten erkennbar sind:

1. Radiär gestellte spitzspindelige Stiftchen, die durch
2. eine schmale helle Schichte feiner Fasern mit einer
3. dichten, dunkel färbbaren Schichte dickerer Stäbchen in Verbindung stehen. Diese gehen in den Kolbenstiel über, an dem eine feinfaserige Hülle und eine grobfaserige Achse unterscheidbar sind. Die Stiele durchsetzen die Deckmembran, gehen in die Photirzellen über, deren proximale Fortsätze den umbiegenden Nervus opticus bilden.

Im Wesentlichen ähnliche invertirte Ocellen finden sich unter den **Plathelminthen** bei vielen anderen Tricladen, bei Polycladen, Rhabdocölen u. s. w., bei Trematoden und Nemertinen, unter den **Polychäten** bei vielen Limivoren, bei Annelidenlarven, Tomopteriden und wahrscheinlich auch bei vielen **Vermidiern** (*Rotiferen* etc.), bei **Nemathelminthen**; unter den **Protochordaten** bei den Cephalochordaten (*Amphioxus*).

Im *Tristomum*-Ocell (Trematode) ist die Stiftchenkappe nicht auf die Berührungsfläche des Pigmentbechers mit dem

Fig. 18.



Ocell von *Tristomum papillosum*. (Ve gr. 750 : 1.)
pb = Pigmentbecher, *sti* = Stiftchensaum (der hier durch Faltung eine beträchtliche Vergrösserung erfahren hat), *Phk* = Photirzellkern.

dicht fibrillären Plasma der Photirzelle beschränkt und ist überdies gefaltet, so dass auf dem Längsschnitt der Photirzellrand vielfach gebuchtet erscheint (Vermehrung der percipirenden Stiftchen?)

Aehnliche Verhältnisse finden sich bei den segmentalen Seitenocellen [61]) von *Polyophthalmus* (Limivore). Der Photir-

[60]) Bd. II. Tricladida terricola. Leipzig 1899.

[61]) Noch im Jahre 1858 schrieb Nunneley in einer recht guten Uebersicht (*on the Eyes of Animals*): »*There is no instance of the existence of either eye or ear where there is not a head.*« Jetzt kennen wir Photoren

zellkörper erscheint in eine Anzahl fingeriger Fortsätze zerschlissen; deren dunkler Saum löst sich bei starker Ver-

Fig. 19.



Schnitt durch ein Seitenocell von *Armandia polyophthalma.* (Vergr. 800 : 1.) *c* = Cuticula, *pb* = Pigmentbecher, *Phz* = Photirzelle mit gefaltetem Stiftchensaum, *Nf* = Nervenfortsatz.

grösserung in feine Stiftchen auf. Es ist also auch hier gegenüber anderen Photirzellen eine auf Stiftchenvermehrung hinauslaufende Oberflächenvergrösserung gegeben.

Invertirte Pigmentbecher-Ocellen der Cephalochordaten.

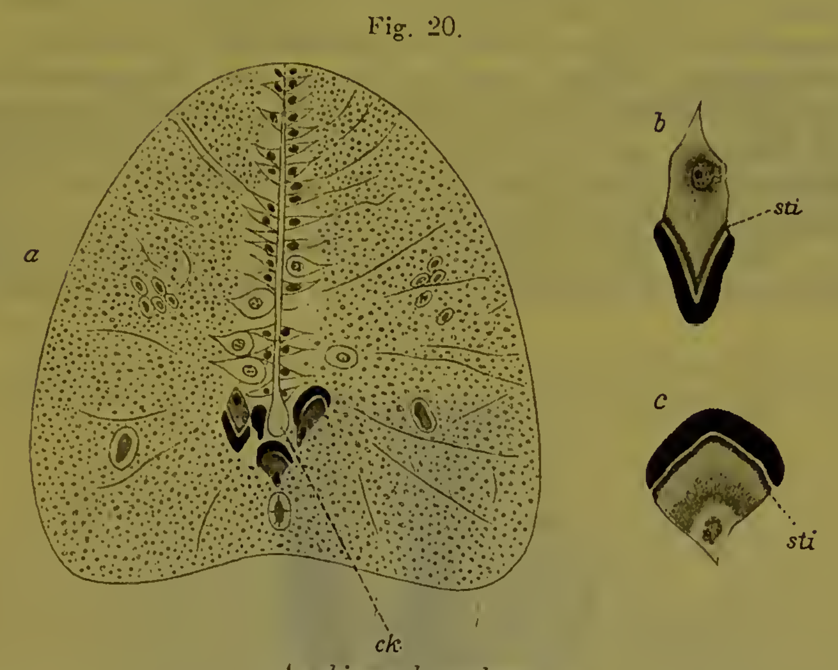
Beim *Amphioxus* —der jetzt von vielen Forschern nicht mehr zu den Wirbelthieren classificirt wird — liegen invertirte

---

bei einer Menge kopfloser Thiere, so bei Echinodermen, Protochordiern, Cölenteraten, Mollusken. Bei den Seesternen tragen die Armspitzen epitheliale vertirte Ocellen, beim Amphioxus liegen invertirte Pigmentbecherocellen reihenweise im Rückenmark, bei den Salpen invertirte Hufeisenocellen auf dem Ganglion, bei Medusen epitheliale Ocellen oft in grosser Zahl am Glockenrand, bei Charybdäiden sogar an eigenen Sinneskolben richtige Camera-Retina-Augen neben vertirten Grubenocellen. Viele Muscheln tragen primitive Ocellen, manche *(Pectiniden)* sogar hochorganisirte, invertirte Camera-Retina-Augen am Mantelrand. Ueberdies finden sich bei einer Menge von Thieren, die einen Kopf haben, primitive Photoren noch an anderen Stellen des Körpers als am Kopf: so bei *Lumbriciden* und *Hirudineen* im ganzen Körper und speciell am Schwanzende, an den Körperrändern bei vielen *Tricladen* und *Polycladen*, segmental an den Seitenrändern *(Polyophthalmus)*, am Schwanzende *(Amphicora)*, segmental am Bauch *(Palolowurm)*, an den Kiemen *(Serpulaceen)* bei vielen Polychäten, u. s. w.

Pigmentbecher-Ocellen in grosser Zahl im Rückenmarke in drei Reihen, zwei zu beiden Seiten des Centralcanales und eine ventral von diesem.

Fig. 20.



Amphioxus lanceolatus.
a Querschnitt durch das Rückenmark in der Gegend des fünften Segmentes. (Vergr. 250 : 1.) *ck* Centralcanal.
b, *c* Querschnitte durch Ocellen. (Vergr. 800 : 1.)
Die Stiftchensaum-Structur *(Sti)* ist hier, wie auch in den meisten übrigen Figuren nicht so deutlich, wie es bei anderer Reproduction als im Zinkdruck möglich wäre.

Bei schwacher Vergrösserung sind sie als halbmondige Pigmentflecke erkennbar und früher meist für nichts Anderes angesehen worden. Jeder solche Fleck ist aber ein flachschaliger bis tiefdütiger, einzelliger Pigmentbecher, in dessen Höhlung eine Photirzelle liegt. Sie bleibt vom Becher durch einen schmalen, hellen, manchmal von Fäserchen durchsetzten Zwischenraum getrennt; an diesen stösst ein schmaler dunkler Stiftchensaum. Der aus dem Pigmentbecher mehr oder minder spitz kegelig herausragende Theil der Zelle enthält nahe der Abgangstelle des Nervenfortsatzes den kugeligen Kern.

Epithelialphotoren von vertirtem Typus bei Polychäten.

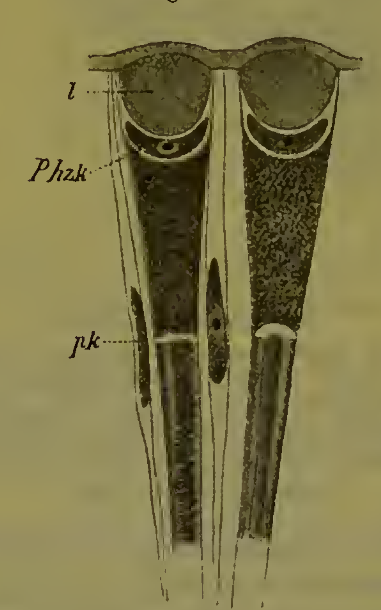
1. Epithelial-Photirkegel mit Linsengebilden — Complex-Augen.

Epitheliale photorecipirende, pigmentumscheidete Elemente tragen an der Lichtseite Linsengebilde, die der Körper-

cuticula eng verbunden sind. Sie treten einzeln oder in Gruppen auf, in denen die Ommen, durch ihre Pigmentscheiden getrennt, derart zu einer mehr oder minder gewölbten Oberfläche divergiren, dass es zur Bildung von — allerdings minutiösen — Complex-Augen kommt, im Wesentlichen ähnlich denen der Arthropoden. Solche finden sich an den Kiemenschäften zahlreicher Röhrenwürmer, »*Kiemenaugen*«, welche oft ausserdem noch Photoren ganz anderen Baues haben, z. B. Epithelial-Röhrenocellen neben dem Hirn, wie *Branchiomma*, oder invertirte Photirzellhaufen, wie *Protula*.

Fig. 21, *Branchiomma*: Ein dicker, coniopsider Linsenkörper, über dem auch die Cuticula etwas gewölbt ist, hängt mit

Fig. 21.



Zwei Ommen aus dem Kiemen-Complexauge von *Branchiomma vesiculosum* (Pigment entfernt). (Vergr. 1000 : 1.)
l = lentoider Körper, *Phzk* = Photirzellkern, *pk* = Pigment(scheiden)zellkern. Im basalen Theile der Ommazelle ist der centrale (Nervenfaser-?) strang und der Stiftchensaummantel erkennbar.

dieser lose, innig mit dem Omma-Zellkörper zusammen, dessen napfiger, kernkörperchenhaltiger Kern sich mit seiner Concavität der »Linse« eng anschmiegt. An ihn schliesst sich eine kegelige Zone dunkel granulirten Plasmas, an diese innerhalb des verschmälerten proximalen Kegeltheiles eine hellere Säule, an der eine periphere Stiftchenzone und ein centraler (Nervenfaser-?) Strang erkennbar sind. Die Stiftchen bilden einen halben Cylindermantel und von jedem zieht ein Fäserchen gegen den Centralstrang, der vielleicht aus ihrer Vereinigung hervorgeht. Vielleicht sind jene — die an den Stiftchensaum

so vieler Plathelminthen-Photirzellen erinnern — als die zunächst lichtrecipirenden Gebilde zu betrachten, aus denen dann die Opticusfasern abgehen.

2. Epithelial-Bechcrocellen — Retina-Augen.

Es entstehen durch Aneinanderlagerung epithelialer, oft pigmentirter Photirelemente, die an ihrer Lichtseite stäbchenartige Gebilde tragen, Becher oder Röhrenocellen, die also von einem retinaähnlichen Photirepithel ausgekleidet, respective erfüllt sind, zwischen dessen Elemente Stütz- oder Pigmentzellen eingeschoben sein können. Dieser Typus erreicht seine höchste Entwicklung zu ausgesprochenen Camera-Retina-Augen bei den Raubanneliden.

Fig. 22 zeigt einen Schnitt durch den »Pigmentfleck« an der Tentakelbasis von *Ranzania sagittaria.* Seicht unter der

Fig. 22.



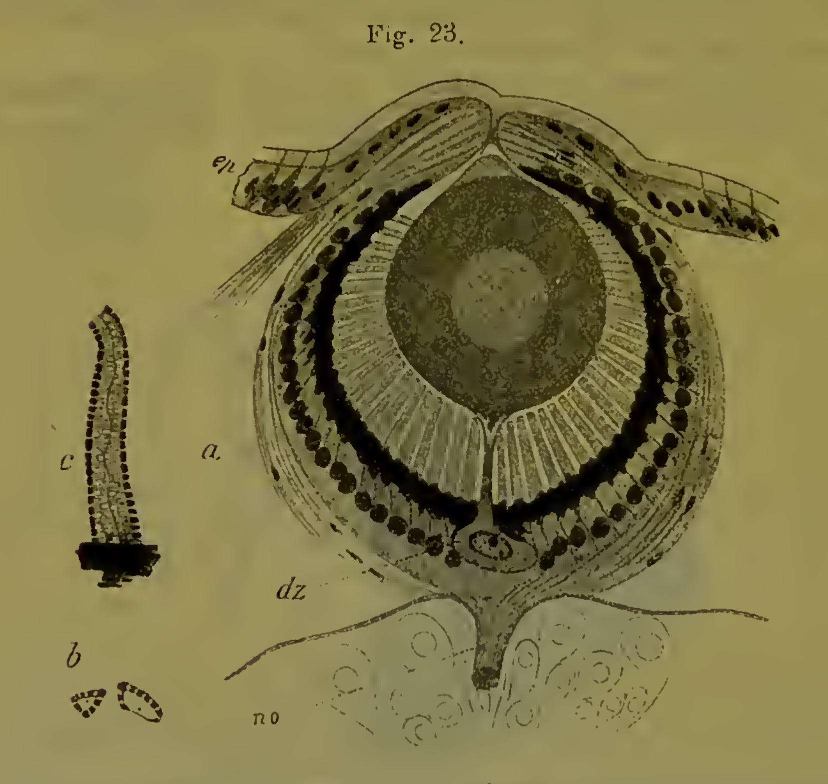
Epitheliales Becherocell von *Ranzania sagittaria.* (Vergr. 850 : 1.)
ep = Epithel, *bm* = Basalmembran, *nst* = Nervenstrang, *zk* = Zellkerne,
c = Cuticularzapfen, *st* = Stäbchen.

Körperoberfläche liegt ein cylindrisch-kolbiger Becher, dessen Wand aus pigmentirten Cylinder-(Epithel-)zellen besteht. Der Binnenraum der Epitheleinstülpung wird von einem (cuticularen) Zapfen erfüllt, der in die äussere Schichte der Epithelcuticula übergeht. Ihrer inneren Schichte entspricht innerhalb des Bechers eine breite, helle Zone von niedrigen, stäbchenartigen Aufsätzen der Photirzellen. Diese haben proximal vom Pigment einen länglichen Kern und setzen sich in Fasern fort, die, zu einem Opticus vereinigt, zur Schlundcommissur verlaufen.

Bei den Raubanneliden kommen minutiöse Camera-Augen vor. Ihre Wandung wird von einer (Retina-)Zellschichte gebildet, die von Pigmentzellen durchsetzt ist. Nach innen ragen radiär von den Retinazellen kurze Stäbchenfortsätze gegen eine stark brechende Füllmasse (*Vitreum*) die in vielen Fällen durch die lichteinlassende pupillenähnliche Luke mit der Cuticula des Körperepithels zusammenhängt; in den Stäbchen ist je eine Primitivfibrille nachweisbar.

Fig. 23 zeigt einen Schnitt durch das Auge von *Phyllodoce laminosa;* hier wird die kugclige Füllmasse nicht, wie bei

Fig. 23.



Phyllodoce laminosa.
a Auge im Medianschnitt. (Vergr. 300 : 1.) *ep* = Epithel, *dz* = Drüsenzelle, *no* = N. opticus.
b Stäbchen mit Axialfaser im Quer-, *c* im Längsschnitt. (Vergr. 700 : 1.)

vielen anderen Raubanneliden, von zahlreichen Secretzellen, sondern — ähnlich wie bei den Alciopiden — von einer einzigen — *dz* — geliefert, die diametral der Luke gegenüberliegt. Die drei-, vier- oder fünfseitig prismatischen Stäbchen haben siebig durchbrochene Wände und lassen sehr deutlich die Axial-Primitivfibrille erkennen.

Fig. 24 zeigt zwei Stäbchen mit der — schon von Greeff notirten — Primitivfibrille aus der Retina des Alciopidenauges; diese Axialfaser ist meist leicht geschlängelt,

Fig. 24.



Stäbchen mit Axialfasern aus der Retina des Auges von *Alciopa Cantrainii.* (Vergr. 1000 : 1.)

trägt vitrealwärts ein aus der Stäbchenröhre etwas vorragendes, moosfruehtähnliches Köpfehen.

Die photorecipirenden Elemente einiger Molluskenaugen.

Eine dem Branehiomma-Kiemenauge sehr ähnliehe Bildung ist das Complexauge der Musehel *Arca noae* (deren über 100 auf der Mittelfalte beider Mantelränder liegen). Jedes Omma besteht aus einer Photirzelle und den umscheidenden Pigmentzellen; uns interessirt hier vorwiegend die basale Hälfte

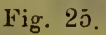
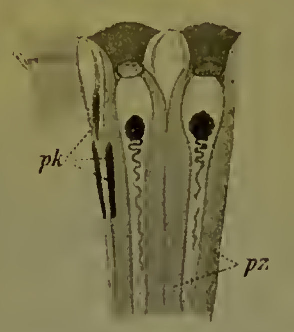


Fig. 25.



Zwei Ommen mit Axialfasern aus dem Complex-Auge von *Arca noae* (Vergr. 850 : 1.)
pk = Pigmentzellkern, *pz* = Pigmentzellen.

der Photirzelle, in deren Aehse ein vielfach gesehlängelter Strang verläuft, der im distalen Ende in einen etwas dünneren geraden Faden übergeht; von diesem sieht man bei starker Vergrösserung quer zur Zellachse feine Fäserehen ausstrahlen — feinste Enden von Neurofibrillen? — welche vielleicht die zunächst lichtreeipirenden Elemente darstellen.

In den epithelialen vertirten Becheroeellen von *Lima squamosa* enthalten die Stäbehen der Photirzellen Fibrillen,

Fig. 26.



Drei Photirzellen mit Axialfasern aus einem Becherocell von *Lima squamosa*. (Vergr. 600 : 1.)

die an Formolhämatein I A-Präparaten mit Sicherheit nachweisbar sind. Die axiale Fibrille, oft durch die ganze Zelle verfolgbar,

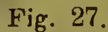
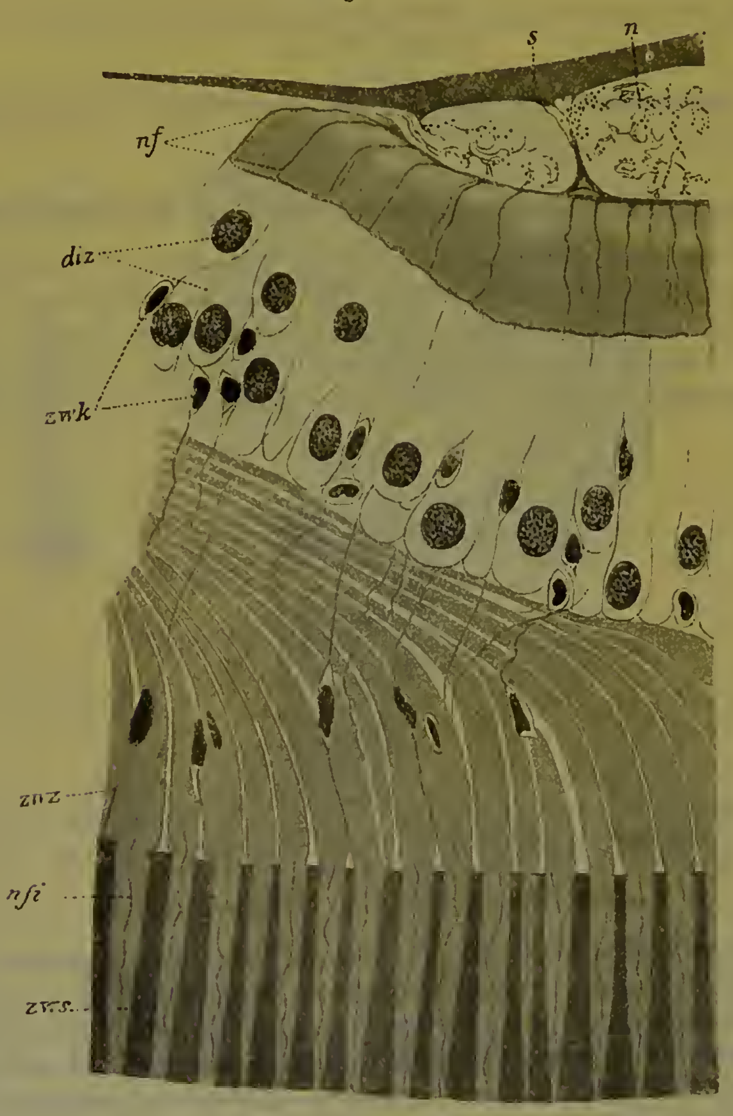


Fig. 27.



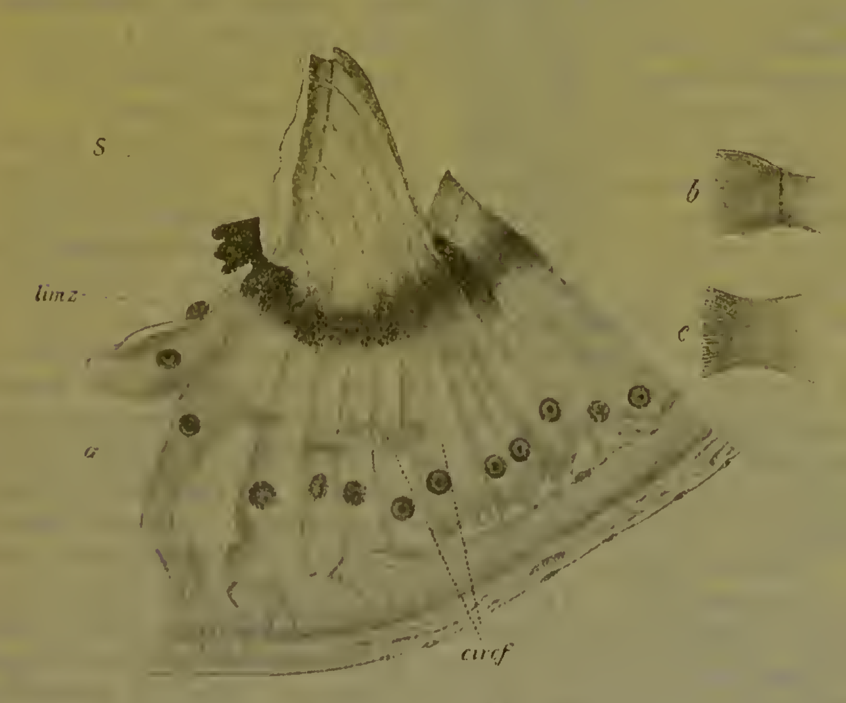
Aus einem Medianschnitt durch die Retina von *Pecten jacobaeus*. Die Stäbchen etwas schematisirt. (Vergr. 800 : 1.)
n = Nerv, *nf* = Nervenfasern, *diz* = distale Retinazellen, *zwk* = Zwischenzellkern. *nfi* = Neurofibrille, *zws* = Zwischensubstanz (zwischen den Stäbchen).

ist meist etwas gebogen, am Ende zu einem Köpfchen verdickt, tritt proximal in eine Nervenfaser ein, deren Gesammtheit einen langen Nervus opticus ausmacht.

In dem auffallend hoch entwickelten Camera-Retina-Auge der Pilgermuschel — deren viele am oberen und unteren Mantelrand zwischen den Ventrikeln sitzen — werden Stäbchen und Stäbchenzellen von je einer Neurofibrille durchzogen. Im Stäbchen hat sie oft einen etwas geschlängelten Verlauf, in der Zelle verläuft sie mehr gestreckt, zieht seitlich am Kern vorbei und geht schliesslich in die zellfortsetzende Nervenfaser ein.

Die Axialfasern wurden hier schon von Hensen erkannt, dann von Patten, Rawitz, Carrière, Lenhossek, Schreiner u. A. studirt. Man konnte sich aber vielfach nicht zu der Annahme entschliessen, dass eine »Nervenfaser« in eine Zelle »hineingewachsen« sei. Seit Apathy's grundlegenden Arbeiten haben wir volle Berechtigung, die Axialfaser als Neurofibrille zu deuten, dergleichen allenthalben in Ganglien-, Sinneszellen (speciell in den Photirzellen) und Nervenfasern gefunden werden.

Fig. 28.



Carinaria mediterranea.

a Aus einem Schnitt durch die Retina senkrecht zu ihrer Längserstreckung, ventrale Seite der hinteren »Augenkante«. (Vergr. 400 : 1.) *limz* = intraretinale Limitanszellen, *circf* = Circulärfasern, *S* Sockel.
b, *c* zwei Sockel, stärker vergrössert (800 : 1). *b* = Sublimat-, *c* Formolpräparat.

In den Retinazellen der Heteropoden-Augen (Fig. 28) sind zahlreiche Neurofibrillen nachweisbar, welche sich zu den Plättchenansätzen des »Sockels« verfolgen lassen.

Die Retinazellen der Cephalopoden.

In den Stäbchen der Cephalopoden-Retina sind Axialfasern — die Grenacher nur auf Querschnitten sah — mit Hilfe neuerer Methoden auch im Längsschnitt deutlich nachweis- und verfolgbar. Die Faser schlängelt sich im Stäbchen und endet am inneren Ende dicht unter der Limitans mit einer Verdickung (ähnlich den Köpfchen der *Alciopiden*-Stäbchenfibrillen).

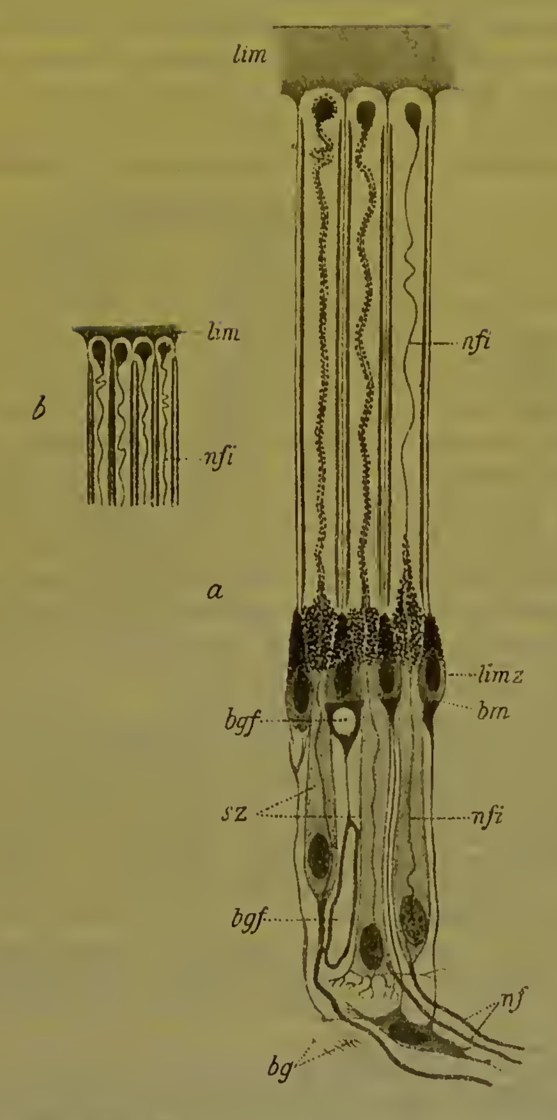
Die schon früher discutirte Möglichkeit, dass die Axialfasern die percipirenden Elemente seien, wurde bisher aus zwei Gründen abgewiesen: 1. Weil man nur »cuticulare« Bildungen, wie etwa auch die Wirbelthierstäbchen sein sollten, als solche deuten zu dürfen glaubte; 2. weil bei vielen Cephalopoden eine »innere Pigmentzone« in der Retina vorkommt, welche gerade von den Axialfasern der Stäbchen das Licht absperrt.

Der erste Einwand ist hinfällig, seit wir bei einer ganzen Reihe von Thieren, deren photorecipirenden Zellen Cuticularbildungen, Stäbchen etc. durchaus fehlen, als wesentliche Elemente Neurofibrillen in Ein- oder Mehrzahl, in Form von vacuolenumspinnenden Gitterkugeln, von Faserbüscheln, Fältchensaumen u. s. w. kennen gelernt haben.

Der zweite Einwand ist durch folgende, auch physiologisch interessante Erwägung Hesse's zu beseitigen: Untersucht man die in gleicher Weise in Alkohol conservirten Netzhäute verschiedener Cephalopoden, so ergeben sich ungezwungen zwei Gruppen; bei der einen — z. B. *Illex*, *Loligo*, *Todarodes* — ist die Retina silbergrau bis gelbgrau bei der anderen — z. B. *Sepia*, *Octopus*, *Eledone* — ist sie tief braunschwarz, mit Ausnahme eines schmalen, hellen, quer durch die Retina verlaufenden Streifens, den Rawitz zuerst nachgewiesen hat. Jene sind pelagische, stets schwimmende Thiere, diese litorale Dämmerung- und Nachtthiere, die tagsüber in ihren Felsburgen oder im Gestein oder unter Sand verborgen liegen.

In der Retina der pelagischen Cephalopoden sind die Stäbchenenden pigmentfrei; in der Retina der litoralen umzieht das Pigment die Neurofibrille, genau ihren Schlängelungen folgend, um am Ende eine dichte Hülle um das Endköpfchen zu bilden. Nur im Bereich des hellen Streifens hat sich das Pigment von dem Endköpfchen zurückgezogen. Rawitz hat gezeigt, dass sich das Pigment im Dunklen zurückzieht. Es spricht nun Vieles dafür, dass die litoralen Cephalopoden tagsüber durch die

Fig. 29.



a Schema des Baues der *Cephalopodenretina.* Drei Sehzellen (*sz*) (die Zellkörper nach Lenhossék), zwischen denen vier Limitanszellen liegen; die Sehzellen tragen die Stäbchen, zwischen denen hindurch von den Limitanszellen *(limz)* Secretfäden zu der Membrana limitans *(lim)* gehen. Stäbchen und Sehzelle sind von einer geschlängelten Neurofibrille (*nfi*) durchzogen, die innen zu einem Köpfchen verdickt ist, aussen in die von der Sehzelle ausgehende Nervenfaser (*nf)* eintritt.

Rechts ist das gewöhnliche Verhalten bei den pelagischen und der Dunkelzustand der litoralen Arten dargestellt, das Stäbchen links zeigt den Zustand der belichteten Retina der litoralen Arten (ausserhalb des hellen Streifens), das mittlere — mit pigmentfreiem Neurofibrillköpfchen — den Zustand der Retina im Bereich des hellen Streifens an. *bgf* = Blutgefäss, *bg* = Bindegewebe, *bm* = Basalmembran. (Vergr. 1000 : 1.)

b Inneres Ende der Stäbchenzone aus der Retina von *Illex coindetii.* (Vergr. 800 : 1.)
lim = Limitans, *nfi* = Neurofibrille.

Pigmentumhüllung blind sind — mit Ausnahme des kleinen, dem Querstreif entsprechenden Gesichtsfeldes, wo das Pigment nicht bis über die Endköpfchen vorrückt. Bei den pelagischen Cephalopoden hingegen, die auch tagsüber in Bewegung sind, käme es nie, höchstens vielleicht bei directer Sonnenbestrahlung unter künstlichen Bedingungen zu solcher Pigmenteinscheidung der photorecipirenden Axialfibrillen.[62])

[62]) Für diese Auffassung sprechen noch manche andere, zumal biologische Momente und besonders das Pupillenverhalten der Thiere. Ich habe diesem gelegentlich meiner Arbeit über die Accommodation des Cephalopodenauges (Pflüger's Archiv. Bd. LXVII, 1897) einige Aufmerksamkeit geschenkt und Folgendes beobachtet: Die litoralen Cephalopoden machen tagsüber in einem hellen Raum nicht nur wegen ihres unthätigen Stillliegens, sondern auch weil sie die Augen, das heisst hier die Pupillen geschlossen haben, den Eindruck des Schlafens. So erinnere ich mich, selbst in einem nur mässig hellen Raum *Octopus macropus* tagsüber nie anders gesehen zu haben, als mit fest verschlossener Pupille und auch *Sepia* und *Eledone* nie mit weit offener, meist mit schmalspaltiger. Im Dunkelzimmer oder in der Dämmerung öffnet sich die Pupille so weit, dass oft der Linsenrand sichtbar wird, und bei Nacht werden die Thiere so »munter«, dass oft gleich grosse sich zu fressen versuchen und dass man die Bassins mit Marmorplatten beschweren musste, um das Entkommen der Pulpen, die seltsamer Weise das Wasser verlassen, zu hindern. Die Pupille der pelagischen Arten, wie *Illex*, *Todarodes*, *Loligo* etc. schliesst sich auch im hellen Licht nicht.

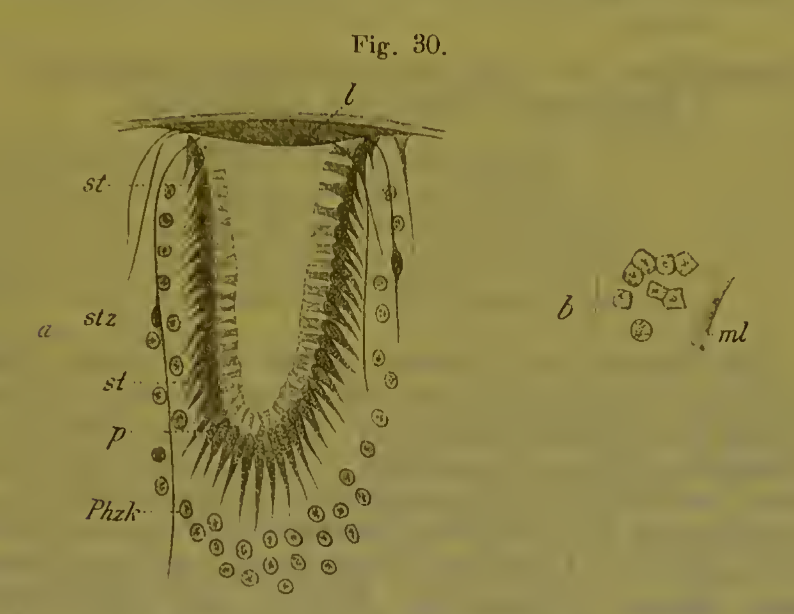
Es zeigt sich also ein deutlicher Parallelismus zwischen Iris- und Pigmentschutz der Retina bei den zwei Kategorien. Die pelagischen Thiere, immer in Bewegung, immer auf Beute lauernd und in Gefahr, Beute zu werden, haben immer die Augen offen, die litoralen, in ihren Felsburgen oder im Sand relativ geschützt, brauchen ihre Augen nur im schwachen Licht, in der Dämmerung oder bei Nacht; ein kleines Gesichtsfeld — entsprechend jener hellen Retinazone — bleibt ihnen auch bei Tag erhalten; im Uebrigen aber schliessen sie bis auf einen schmalen Spalt die Pupille und Pigment bedeckt die recipirenden Elemente. So werden diese gegen Blendung doppelt geschützt und vielleicht auf einen hohen Grad von Dunkeladaptation gebracht, der den Thieren dann Nachts zu Gute kommt.

Man verbinde sich Abends bei der Lampe arbeitend für eine Viertelstunde ein Auge, lösche dann das Licht aus und betrachte nun abwechselnd mit dem einen und mit dem anderen Auge das dunkle Zimmer; man wird erstaunt sein, um wie viel besser man mit dem verbunden gewesenen Auge im Dunklen sieht.

Ein ähnlicher Gegensatz wie zwischen jenen zwei Gruppen von Cephalopoden scheint zwischen vielen Teleostiern und vielen Selachiern zu bestehen. Auch jene zeigen etwas Aehnliches wie Schlaf; die Katzenhaie z. B. liegen selbst in den dunklen Aquarien tagsüber mit geschlossenen Lidern und geschlossener Pupille still, werden Abends munter und haben die Pupille dann so weit offen, dass man den freien Linsenrand sieht — und so intensiv ist die Pupillreaction, dass das Licht eines Streichhölzchens auf grosse Distanz genügt, um die Pupille zum Verschluss zu bringen. Die Teleostierpupille hingegen ist — von einigen wenigen Arten (z. B. *Pleuronectiden*) abgesehen — nur ganz geringer Grössenänderungen fähig, bleibt selbst im directen Sonnenlicht weit offen, so dass man bei manchen Arten (z. B. *Serranus*) selbst unter dieser Bedingung noch den Linsenrand sieht.

Axiale Neurofibrillen sind auch bei Coelenteraten und Echinodermen in den photorecipirenden Elementen nachgewiesen, soweit die Photoren dieser Thiere mit neueren Methoden untersucht wurden. Berger[63]) beschrieb das regel-

Fig. 30.



a Längsschnitt durch ein epitheliales vertirtes Ocell eines Seesternes (*Asterias glacialis*). Nach Pfeffer.
l = lentoider (cuticularer) Körper, *st* = Stäbchen, welche den pigmentirten Photirzellen (*p*) aufsitzen, *Phzk* = Photirzellkerne, *stz* = Stützzellen.
b Querschnitt durch einige Photirzellen (von *Astrogonium*) im Niveau der Membrana limitans; man erkennt die dicht zusammengedrängten Primitivfibrillen. Zu unterst ist ein Stäbchen (der runde Querschnitt) getroffen, wo die Fibrillen pinselig auseinandergestrahlt sind.

mässige Vorkommen je einer Axialfaser (Primitivfibrille) in den pigmentirten Photirzellen der vertirten epithelialen

---

Bei grellem Licht schliessen auch wir Lider und Pupille und unser Netzhautpigment tritt vor. Aehnlich machen es in Bezug auf Lider und Pupille viele Haifische. Ob auch bei ihnen die Pigmentwanderung so ausgesprochen ist, wie bei den litoralen Cephalopoden, weiss ich nicht; dass der Pupillenverschluss ein so absoluter ist, dass der Netzhautlichtschutz gar nicht ausgelöst wird, möchte ich nicht behaupten.

Man könnte noch an Beziehungen zum Stoffwechsel denken. Die pelagischen immer schwimmenden Cephalopoden haben vielleicht ein grösseres Nahrungsbedürfniss, können sich den »Luxus der Ruhe« nicht leisten, müssen daher die Augen immer offen haben; während die wenig schwimmenden, litoralen Formen sich Lichtruhe, vielleicht sogar »Schlaf« erlauben können, dadurch zugleich ihre Lichtempfindlichkeit für den nächtlichen Raubzug erhöhen.

Dies Alles ist natürlich noch eingehend zu studiren; es scheinen auch Uebergänge vorzukommen. *Scaeurgus*, eine Tiefseeform, verhält sich meiner Erinnerung nach in Bezug auf die Pupille etwa wie zwischen *Octopus vulgaris* und *macropus*, in Bezug auf das Retinapigment wie *Loligo*.

[63]) Physiology and Histology of the Cubomedusae etc. Mem. Biol. Labor. J. Hop. Univ. IV, 4. Baltimore 1900.

Gruben-Ocellen und in den Retinazellen der Augen von Würfelmedusen *(Charybdea)*, Pfeffer[64]) fand Bündel von Primitivfibrillen in den Photirzellen der epithelialen vertirten Seestern-Ocellen und in ihren Stäbchenaufsätzen.

Grundlinien zu einer anatomisch-physiologischen Diagnostik primitiver Sehorgane.

„Wo immer die physikalische oder chemische Untersuchung in den thierischen Organismus vorgedrungen ist, überall traf sie früher oder später auf das geheimnissvolle Walten der lebendigen Substanz jener Elementarorganismen, aus denen der Thier- und Menschenleib sich aufbaut. Wir haben uns jetzt bescheiden gelernt und wo wir einst bereits ins Innerste eingetreten zu sein glaubten, bekennen wir jetzt, dass wir noch kaum die erste Vorhalle durchmessen haben.« (Hering. 1899.)

Das Problem vom Umsatze strahlender Energie (Lichtwellenreize) in Nervenerregung ist so ungelöst wie nur je und wer etwa die Hoffnung gehegt hat, die Lösung müsste sich an den einfachen Photoren primitiver Thiere leicht und zuerst ergeben, hat sich bis jetzt getäuscht. Von einer Kenntniss, die sich anatomisch bis auf alle bedeutungsvollen Structurfeinheiten der Sehorgane und alle ihre Verbindungen mit dem Nervensystem, dessen effectorischen Bahnen und Endapparaten, physiologisch auf eine grosse Zahl von erschöpfenden Beobachtungen aller durch Lichtreize in den Organismen oder überlebenden Organen bewirkten, mit oder ohne Nervensystem vermittelten Veränderungen (mechanischer, chemischer, optischer, elektrischer, biotischer Art etc.) erstrecken müsste, sind wir noch weit entfernt. Aber die Ansätze zu solcher Erforschung sind gemacht.

Wir kennen jetzt bei einer Reihe primitiver Photoren und bei den Retina-Elementen relativ hochentwickelter Camera-Augen wirbelloser Thiere *(Cubomedusen, Alciopiden, Cephalopoden)* gewisse Bestandtheile der lichtrecipirenden Zellen, die wir mit grosser Wahrscheinlichkeit als charakteristisch und wesentlich für die Function bezeichnen dürfen. Es sind dies in den Photirzellen der Lumbriciden und Hirudineen die neurofibrillen-gitterumsponnenen Vacuolen, in den invertirten Becherocellen vieler anderer Würmer und der Cephalochordaten die Faserbüschel, Stiftchensäume, Kolbenbüschel etc., welche wohl als verschiedenartige, aber im Wesentlichen überall der Photoreception dienende Auffaserungen, respective Anfangsgebilde von Neurofibrillen aufzufassen sind, endlich in den Ocellen von

64) Die Sehorgane der Seesterne (erscheint demnächst aus dem Tübinger zoologischen Institut [Prof. Blochmann] bei Fischer, Jena). Manuscript und Abbildungen wurden mir vom Verfasser freundlichst zur Verfügung gestellt.

Echinodermen (Seesternen) und von Cölenteraten, in den Augen von Medusen, Würmern und Mollusken zellaxiale, eventuell mit Köpfchen verschene Neurofibrillen, denen die früher für wesentlich gehaltenen Stäbchen vielleicht nur ein — bei der Photoreception nicht direct betheiligtes — Stütz- und Isolirgerüst abgeben.

Der Werth der hier geschilderten Fortschritte liegt zunächst in der Vereinfachung unserer Anschauungen[65]); dann in der Erleichterung der oft nothwendigen Vorarbeit, nämlich festzustellen, ob ein Thier Sehorgane (eventuell pigmentlose) hat, oder welche Gebilde an diesen als wesentlich anzusprechen sind u. s. w.; endlich in der Aussicht, dass wir auf solchen Wegen fortschreitend und allenthalben vertiefend zu einer endlichen Kenntniss aller Neurofibrill-Verbindungen der Photoreceptoren mit dem Nervensystem und den Effectoren gelangen und damit eine sichere anatomische Grundlage für die physiologische Analyse der von Lichtreizen abhängigen Bewegungen der Thiere, für eine künftige Dynamik der Photoreception im weitesten Sinne gewinnen werden.

*

Ob ein höheres Thier sieht oder nicht, ist in der Regel leicht festzustellen, schon das Verhalten gegen Hindernisse und bei der Nahrungsaufnahme, wird in den meisten Fällen darüber entscheiden; immerhin kann es manchmal Schwierigkeiten machen (einer geblendeten Katze oder Fledermaus merkt man an der Art der Bewegung nicht sogleich die Blindheit an). Uns interessiren hier vorwiegend die Reactionen solcher Thiere, deren überhaupt einfachere Organisation, geringere Reizbarkeit und Beweglichkeit die Beantwortung der Frage nach

---

[65]) Wie ich einer freundlichen Mittheilung Prof. Hesse's während der Correctur entnehme, gelingt es auch in den photo-recipirenden Elementen der Arthropoden-Augen Stiftchensäume nachzuweisen. Die schon von Grenacher beschriebenen »Haarzellen« von *Lithobius* und *Julus* sind nichts anderes als Stiftchenzellen; dasselbe gilt für *Scutigera*; das »Röhren-Stäbchen« der *Scolopendriden* kommt zu Stande, indem kurz-stiftige Neurofibrillenden in Form eines Kegelmantels an der Oberfläche des peripheren Sehzellabschnittes angeordnet sind. In den Simpelaugen von Dipteren, im Larvenauge (Ameisenlöwe) finden sich Stiftchensäume. Bei anderen Insecten sind die Rhabdomere als metamorphosirte Stiftchensäume aufzufassen. Sehr deutlich sind ähnliche Neurofibrill-Säume bei Skorpionen und Spinnen. Auch bei Crustaceen wird sich die Stiftchensaum-Natur der Stäbchen nachweisen lassen. Das mediane Nauplius-(Krebslarven-)Ocell, an dem bisher auch Pigmentschale und »Linse« unterschieden wurde, dürfte ähnlich aufzufassen sein, wie die invertirten Pigmentbecher-Photir-Ocellen vieler Würmer.

So stellt sich immer mehr eine früher kaum geahnte Einheitlichkeit im Bau der photo-recipirenden Elemente bei fast allen Wirbellosen heraus.

dem Vorhandensein der Lichtreception oft recht schwierig machen.

Nach allen vorliegenden Erfahrungen sind wir berechtigt, Photoren fast überall dort anzunehmen, wo wir auf zweckmässig mannigfach variirte Belichtung oder Beschattung — bei Ausschluss gleichzeitiger Erwärmung oder Abkühlung[66]), Berührung, Erschütterung etc. — rasch erfolgende Reactionsbewegungen wahrnehmen, z. B. Hinneigen der Stacheln bei Seeigeln, Rückzug in die Erde oder in ihre Röhre bei Würmern, Zuklappen der Schalen bei Muscheln u. s. w.

Phototropien scheinen nicht immer an die Gegenwart und Function der Photoren gebunden, oft aber theilweise abhängig von ihnen zu sein. Wie sich dies der Art und dem Grade nach verhält, wird im einzelnen Falle festzustellen sein. Es bedarf z. B. unsere Erfahrung über Phototropie der Regenwürmer oder des Amphioxus und vieler anderer Thiere, die man früher für photorlos hielt, der Revision.

Auf die Spur von Photoren leitet sehr häufig Pigment (in Zellen), mitunter auch ein lichtzersetzlicher Farbstoff und wo jenes fehlt, ein ähnlicher Bau von Zellen, wie derjenige solcher Photirzellen, die ausser ihrem charakteristischen Bau und Nervenanschluss (Vacuolen, Neurofibrillen-Gitterkugeln, Stiftchensäume, Kolbenbüschel, Stäbchen mit Axial-Neurofibrillen etc.) durch Lage, Pigmentirung oder Pigmentumgebung gekennzeichnet sind.

Die Wahrscheinlichkeit, solchen Zellen oder Zellgruppen Lichtreception zuschreiben zu dürfen — wir werden es oft schon bedingt nach der morphologischen Gleichartigkeit allein thun — wächst fast zur Gewissheit, wenn nach ihrer Zerstörung oder Entfernung die Lichtreactionen ausfallen, oder sich entsprechend verändern, mindern etc. oder an die photorentragenden Theile des Thieres gebunden erweisen; dies um so mehr, wenn die Möglichkeit, sie hervorzurufen, mit der etwaigen Regeneration der Photoren sich wieder einstellt (respective an die — oft kurze — Zeit ihres Vorhandenseins,

[66]) Die Wirkungen von Temperaturänderungen sind bei vielen Experimenten nicht mit absoluter Sicherheit ausgeschlossen. Es wird hier oft der methodische Fehler begangen, dass z. B. ein einziger Controlversuch (etwa Erwärmung mit Hilfe eines dunklen heissen Körpers) vorgenommen wird, und wenn dieser eine ein negatives Resultat hat, dann bei allen weiteren Belichtungsversuchen die damit verbundene Erwärmung oder Abkühlung vernachlässigt wird. Es könnte aber z. B. Erwärmung bei gleichzeitiger Belichtung anders wirken, es könnte das negative Resultat auf irgend einer Hemmung beruhen, deren Ursache übersehen wurde, es könnte endlich gerade ein sehr heftiger Wärmereiz — oft wird es für eine gute Controle gehalten, wenn das Thier »*selbst auf viel heftigere Erwärmung etc.*« nicht reagirt — unwirksam sein; man denke etwa an das »paradoxe« Verhalten des Menschen gegen hochgespannte Wechselströme.

z. B. bei freischwimmenden Larven sessiler Thiere, gebunden ist u. s. w.).

Negative Resultate werden mit besonderer Vorsicht aufzunehmen sein, da schon unter normalen Bedingungen ein Thier mit Photoren durchaus nicht immer auf Belichtungsänderungen reagiren muss (z. B. in Folge von Hemmungen, Ermüdungen, Erschöpfung, Reiz-Remanenz etc.), umsoweniger nach operativen Eingriffen (Reflexhemmung z. B. nach Entfernung nicht photorentragender Theile). Bei den Ausfallversuchen wird zu discutiren sein, ob alle Photoren — bei manchen Würmern (z. B. *Lumbriciden*) sind unzählige Photirzellen über den ganzen Körper verstreut — entfernt wurden, ob Theile eines Thieres auch die volle Beweglichkeit haben u. s. w.

In Fällen wo unzweifelhafte Licht-Reactionen vorhanden, aber keine Photoren bekannt sind oder wo Lichtreactionen auch nach Ausschaltung aller an einem Thier bekannten Photoren noch beobachtet werden, werden wir doch zunächst die Existenz von bisher unbekannten Photoren vorläufig bedingt annehmen und erst, wenn genaueste anatomische Untersuchung keinen Anhaltspunkt zu dieser Annahme liefern sollte, andere Möglichkeiten z. B. directe Muskelreizung durch Belichtungsänderungen, Belichtungs-Antitypien (Reizbeantwortungen ohne Vermittlung des Nervensystems), Phototropien, anelectorische Photoreception etc. unter steter Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse discutiren.





DRUCK VON FRIEDRICH JASPER IN WIEN.



